

Aus der Psychiatrischen Klinik der Universität München  
Direktor: Prof. Dr. med. Hanns Hippus

## **EINFLÜSSE AUF DAS SEXUALVERHALTEN BEI TIEREN.**

**Untersuchungen des Cortex, des Limbischen  
Systems und des Hypothalamus bei Ratten,  
Meerschweinchen, Katzen und Affen.**

**Eine Literaturübersicht.**

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung der Doktorwürde in der gesamten Medizin,  
verfaßt und einer Hohen Medizinischen Fakultät der  
Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von  
**Christine Cantner**  
aus  
Bad Mergentheim

1976



Aus der Psychiatrischen Klinik der Universität München  
Direktor: Prof. Dr. med. Hanns Hippus

## **EINFLÜSSE AUF DAS SEXUALVERHALTEN BEI TIEREN.**

**Untersuchungen des Cortex, des Limbischen  
Systems und des Hypothalamus bei Ratten,  
Meerschweinchen, Katzen und Affen.**

**Eine Literaturübersicht.**

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung der Doktorwürde in der gesamten Medizin,  
verfaßt und einer Hohen Medizinischen Fakultät der  
Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von  
**Christine Cantner**  
aus  
Bad Mergentheim

1976



Mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät der  
Universität München

|                                            |                         |
|--------------------------------------------|-------------------------|
| Berichterstatter:                          | Prof. Dr. H. Hippius    |
| Mitberichterstatter:                       | Prof. Dr. O. Stochdorph |
| Dekan:                                     | Prof. Dr. W. Spann      |
| Tag der mündlichen Prüfung: 6. August 1976 |                         |

# INHALTSVERZEICHNIS

|                                                                                                                                | Seite |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| 1. EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG                                                                                                | 1     |
| Konzeption und Ziel der Arbeit                                                                                                 |       |
| 2. HISTORISCHER UND FUNKTIONELL-ANATOMISCHER<br>ÜBERBLICK ÜBER DAS LIMBISCHE SYSTEM                                            | 2     |
| 2.1 Kurze Darstellung der Anatomie der einzelnen limbischen<br>Strukturen und des limbischen Cortex                            | 4     |
| 2.1.1 Cortex                                                                                                                   | 4     |
| 2.1.2 Septum-Zirkel (Septum, Hippocampus, Gyrus cinguli)                                                                       | 4     |
| 2.1.3 Corpus amygdaloideum                                                                                                     | 6     |
| 2.1.4 Hypothalamus                                                                                                             | 7     |
| 2.1.5 Mediales Vorderhirnbündel                                                                                                | 9     |
| 2.1.6 Olfactorisches System                                                                                                    | 10    |
| 3. BESCHREIBUNG NORMALER SEXUELLER VERHALTENSWEISEN                                                                            | 11    |
| 3.1 Verhalten männlicher Tiere                                                                                                 | 11    |
| 3.2 Verhalten weiblicher Tiere                                                                                                 | 13    |
| 3.3 Schematischer Überblick über die Verhaltenseinheiten<br>von Nagern, Katzen und Affen                                       | 14    |
| 3.3.1 Männchen                                                                                                                 | 14    |
| 3.3.2 Weibchen                                                                                                                 | 16    |
| 4. HAUPTTEIL                                                                                                                   |       |
| UNTERSUCHUNGEN DES CORTEX, EINZELNER LIMBISCHER<br>STRUKTUREN UND DES HYPOTHALAMUS UND IHR<br>EINFLUSS AUF DAS SEXUALVERHALTEN | 18    |
| 4.1 Cortex                                                                                                                     | 18    |
| 4.1.1 Untersuchungen an männlichen Tieren                                                                                      | 18    |
| 4.1.2 Untersuchungen an weiblichen Tieren                                                                                      | 20    |
| 4.2 Primäre Riechstrukturen                                                                                                    | 24    |
| 4.2.1 Untersuchungen an männlichen Tieren                                                                                      | 24    |
| 4.2.2 Untersuchungen an weiblichen Tieren                                                                                      | 26    |

|                                                                                           | Seite |
|-------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| 4.3 Septum-Zirkel                                                                         | 29    |
| 4.3.1 Untersuchungen an männlichen und weiblichen Tieren                                  | 29    |
| 4.4 Corpus amygdaloideum                                                                  | 34    |
| 4.4.1 Untersuchungen an männlichen Tieren                                                 | 34    |
| 4.4.2 Untersuchungen an weiblichen Tieren                                                 | 36    |
| 4.5 Hypothalamus                                                                          | 40    |
| 4.5.1 Vorderer Hypothalamus                                                               | 40    |
| 4.5.1.1 Untersuchungen an männlichen Tieren                                               | 40    |
| 4.5.1.2 Untersuchungen an weiblichen Tieren                                               | 41    |
| 4.5.2 Area praeoptica                                                                     | 45    |
| 4.5.2.1 Untersuchungen an männlichen Tieren                                               | 45    |
| 4.5.2.2 Untersuchungen an weiblichen Tieren                                               | 46    |
| 4.5.3 Medialer und lateraler Hypothalamus                                                 | 50    |
| 4.5.3.1 Untersuchungen des medialen Hypothalamus<br>bei männlichen und weiblichen Tieren  | 50    |
| 4.5.3.2 Untersuchungen des lateralen Hypothalamus<br>bei männlichen und weiblichen Tieren | 51    |
| 4.5.4 Hinterer Hypothalamus                                                               | 53    |
| 4.5.4.1 Untersuchungen an männlichen Tieren                                               | 53    |
| 4.5.4.2 Untersuchungen an weiblichen Tieren                                               | 56    |
| 4.6 Mediales Vorderhirnbündel                                                             | 60    |
| 4.6.1 Untersuchungen an männlichen Tieren                                                 | 60    |
| 4.6.2 Untersuchungen an weiblichen Tieren                                                 | 64    |
| 5. ZUSAMMENFASSUNG                                                                        | 67    |
| LITERATURVERZEICHNIS                                                                      | 76    |

## 1. EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG

Neurophysiologische und endokrinologische Untersuchungen haben in den letzten Jahrzehnten zum Verständnis der Regulation des sexuellen Verhaltens beim Tier beigetragen. Die Arbeiten, insbesondere die der neuroanatomischen und neurophysiologischen Forschung, führten aber teilweise zu uneinheitlichen Befunden, was u.a. in der spezies-spezifischen Regulation des sexuellen Verhaltens begründet ist. Auch konnten bisher aus den tierexperimentellen Befunden keine generellen Schlüsse auf die zentrale Regulation des menschlichen sexuellen Verhaltens gezogen werden. Es ist das Ziel, anhand einer Literaturübersicht festzustellen, ob dennoch gemeinsame zentrale Regulationsmechanismen für das sexuelle Verhalten bei einigen Tierspezies angenommen werden können. Die hier vorgelegte Literaturübersicht bezieht sich auf die Untersuchung der Beeinflussung des Sexualverhaltens durch das limbische System, Teile des Cortex und des Hypothalamus bei den Affen, Katzen, Meerschweinchen und Ratten. Bei diesen Spezies ist das sexuelle Verhalten bisher am eingehendsten untersucht worden.

## 2. HISTORISCHER UND FUNKTIONELL-ANATOMISCHER ÜBERBLICK ÜBER DAS LIMBISCHE SYSTEM

Für einen Teil des phylogenetisch alten, allen Säugern gemeinsamen Telencephalon hat BROCA (1878 a) den Begriff "großer Limbischer Lappen" bezüglich des Hirnteils geprägt, der den Hirnstamm wie ein "Saum" (limbus) umgebend, dem Diencephalon direkt anliegt. Entgegen seiner ursprünglichen Meinung, diesem Gebiet käme rein olfaktorische Funktion zu, hat BROCA (1878 b) dieser Konzeption zusätzliche Bedeutung für andere Körperfunktionen zugeschrieben.

PAPEZ hat 1937 für dasselbe Gebiet einen "Neuronenkreis für Emotionen" postuliert, der außer dem Limbischen Lappen corticale sowie hypothalamische und vordere thalamische Strukturen einschliesse. Dieser Gedanke ist schließlich von KLÜVER und BUCY (1939) durch ihr klassisches Experiment bestätigt worden (vgl. Abschnitt "Cortex", 4.1).

Nach den Studien von W.R. HESS (1935, 1952, 1968) und HESS et al. (1945) bilden limbische und diencephale Strukturen über die anatomische Verknüpfung hinaus einen Funktionsverband für emotionale und affektive sowie für autonome Reaktionen.

Von MACLEAN (1949) wurde schließlich der Begriff "Limbisches System" eingeführt, der weniger die phylogenetische Zugehörigkeit der einzelnen Bestandteile als ihre gemeinsame funktionelle Bedeutung in den Vordergrund rückt.

Der Begriff "Limbisches System" hat insofern Anlaß zur Verwirrung gegeben, als bei verschiedenen Autoren unterschiedliche Strukturen einbezogen werden.

Als Synonyma werden häufig die Begriffe "Rhinencephalon", "Pars limbica rhinencephali", "Viscerales Gehirn" oder "Emotionell-affektives Gehirn" gebraucht.

Der Limbische Lappen im strengen Sinn beschreibt nur die Pars limbica, die mit der Pars basalis (=Lobus olfactorius) zusammen das Rhinencephalon bildet.

Letzterer kommt die eigentliche Riechfunktion zu. Der Lobus limbicus setzt sich aus der Area parolfactoria und den Gyri cinguli und parahippocampalis mit dem Uncus zusammen; nach Abfaserung erscheint subcortical das Cingulum und im Uncusbereich das Corpus amygdaloideum (= Amygdala).

Zu den wichtigsten und unumstrittenen Zentren des Limbischen Systems gehören die Area septalis, das Corpus amygdaloideum und der Hippocampus (= Cornu Ammonis); die wesentlichen Verbindungsbahnen sind der Fornix, der Tractus olfacto-mesencephalicus (= Mediales Vorderhirnbündel = Fasciculus telencephalicus medialis), die Stria terminalis und die Tractus mamillo-thalamicus, mamillo-tegmentalis und habenulo-intercruralis.

Im Rahmen dieser Arbeit sind dem Limbischen System einige andere Strukturen gemäß ihrer funktionellen Bedeutung für das Sexualverhalten unterzuordnen (entsprechend MACLEAN 1952, PLOOG 1964, VAN DEN BERGH 1973):

der vordere Thalamus, der fronto-temporale Cortex, der Hypothalamus und Epithalamus, das Infundibulum und Teile der Basalganglien.

Da nicht alle diese Strukturen Gegenstand der Untersuchungen gewesen sind, die die Steuerung des Paarungsverhaltens betreffen, seien im folgenden nur die Hirnteile erwähnt, die im Hauptteil ausführlich behandelt werden.

## 2.1 Kurze Darstellung der Anatomie der einzelnen limbischen Strukturen und des limbischen Cortex

### 2.1.1 Cortex

Da die sinnvolle Ausprägung emotionaler Verhaltenäußerungen nicht auf die Aktivität der älteren Hirnteile beschränkt ist, scheint es gerechtfertigt, Teile des Cortex in die Betrachtung einzubeziehen.

Die anatomischen Grundlagen für die enge Beziehung des Cortex zum Rhinencephalon sind vielfach belegt; es seien hier nur die Arbeiten von FULTON (1956) und LE GROS CLARK (1948) erwähnt; es ist gezeigt worden, daß die Mamillarkörper Impulse aus dem Hippocampus-Fornix-System zu den areae 23 und 24 weiterleiten. Dies wäre das anatomische Substrat des PAPEZ'schen Neuronenkreises, der die Impulsleitung vom Cortex über die Formatio hippocampalis zu den Mamillarkörpern, den vorderen thalamischen Kernen und dem Cortex des Gyrus cinguli beschreibt.

### 2.1.2 Septum-Zirkel (Septum, Hippocampus, Gyrus cinguli)

Einen Teil des Neuronenkreises für Emotionen hat CAJAL (1955) wie folgt beschrieben: (Zit.) "Physiologically, the septum should be considered a nerve center associated with or subordinate to Ammon's horn and the fascia dentata." Das Septum, der Hippocampus und der Gyrus cinguli sind ins Licht der Aufmerksamkeit getreten, nachdem MACLEAN (1958) den "Funktionskreis des Septum" als Einheit zur Erhaltung der Art abgegrenzt hat. Er besteht in der engen Verknüpfung dieser Strukturen zunächst in anatomischer Hinsicht.

Der Hippocampus setzt sich aus der Regio periamygdalaris, dem Praesubiculum und der Regio entorhinalis zusammen (PLOOG 1964); die Hippocampus-Formation bezeichnet den Gyrus hippocampi und das Ammonshorn. Manche Autoren verwenden den Begriff 'Hippocampus' in gleicher Bedeutung wie 'Ammonshorn'.

### Verbindungen des Hippocampus :

Der Fornix ist als wichtigste Verbindungsbahn bereits erwähnt worden. Sein afferenter Teil verbindet die Area septalis über den Hippocampus mit dem Gyrus parahippocampalis und dem temporalen Neocortex. Im dorsalen Fornix ziehen vom Gyrus cinguli kommende Fasern zum Septum, über das BROCA'sche Diagonalband zur Amygdala, dem Hypothalamus und schließlich dem Tegmentum.

Der ventrale Hippocampus-Anteil ist mit dem basolateralen Kern der Amygdala und dem Septum zu einem Schaltkreis zusammengefügt. Außerdem gibt es eine direkte hippocampo-amygdaläre Verbindung über die Stria terminalis und das Vorderhirnbündel, die beide zum Hirnstamm (Formatio reticularis) führen.

PLOOG (1964) hat aufgrund seiner Studien drei Hauptprojektionsbahnen des Hippocampus beschrieben: die Verbindung Fornix - Septum - vorderer Thalamus - Hypothalamus; die Leitungsbahn Corpus mamillare - Tractus mamillothalamicus - vorderer Thalamuskern - Gyrus cinguli und Gyrus rectus - medialer Teil des Nucleus medialis dorsalis thalami.

Das Septum (area septalis) besteht aus den grauen Massen basal der Ansatzstelle des Septum pellucidum mit einem medialen und einem lateralen Kern sowie der Area parolfactoria, die ebenfalls zwei Kerne hat, und dem Nucleus accumbens septi, der mit der Stria olfactoria medialis und dem Fornix verbunden ist.

### Verbindungen des Septum :

Afferente Impulse kommen direkt aus dem Hippocampus; über den Fornix wird die Verbindung hergestellt zwischen Hippocampus, Subiculum und Gyrus parahippocampalis, der Area septalis und den Corpora mamillaria, Hypothalamus (Nucleus paraventricularis) nach dorsal zum Tegmentum und der Habenula. Der Tractus olfacto-mesencephalicus stellt eine direkte Verbindung zum Hypothalamus und der Area praeoptica dar. Die Leitung zu mesencephalen reticulären

Neuronen läuft über die Stria medullaris. Die Stria terminalis und das Diagonalband bilden afferente Bahnen vom Mandelkern, der über sie olfaktorische Impulse weitergibt. Zur Amygdala besteht auch eine direkte Verbindung (Tractus amygdalo-septalis). Efferenzen führen über den Fornix zum Hippocampus und temporalen Neocortex.

#### Verbindungen des Gyrus cinguli :

Diese Windung empfängt Projektionen aus dem vorderen Thalamus über das Cingulum und die Striae longitudinales medialis und lateralis und leitet zum Hippocampus und Corpus amygdaloideum weiter. Der Gyrus cinguli trägt zum dorsalen Fornix Fasern bei; dessen Verlauf zu Septum, Amygdala, Hypothalamus und Tegmentum wie die Zugehörigkeit zum PAPEZ'schen Kreis, i.e. die Verbindung zwischen vorderem Thalamuskern über die Radiatio thalamo-cingularis und Cingulum zum Hippocampus sind bereits angedeutet worden.

#### 2.1.3 Corpus amygdaloideum

Die Amygdala steht über die Area entorhinalis in enger Beziehung zum Gyrus hippocampi, dessen Restbestandteil sie bildet. Sie stellt mit der Area periamygdalaris (= Uncus) die Area pyriformis dar. Sie soll in die Abhandlung über den Mandelkern einbezogen werden.

Bestandteile der Amygdala sind die corticomediale und die basolaterale Kerngruppe; letztere empfängt Fasern vorwiegend vom temporalen Neocortex, während die basolaterale über die Stria olfactoria lateralis mit den vorderen Riechstrukturen verbunden ist.

### Weitere Verbindungen:

Der Tractus amygdalo-hypothalamicus führt zur lateralen Area praeoptica, und der Tractus amygdalo-septalis zur Septalregion. Wie das Septum und die Area praeoptica ist die Amygdala durch das mediale Vorderhirnbündel mit der Formatio reticularis verbunden.

Der Fornix und die Stria terminalis bilden die wichtigsten Efferenzen der Amygdala, die über diese Bündel mit der Formatio reticularis in Verbindung steht. Zwischengeschaltet sind die Stria medullaris, die Habenula und der Tractus habenulo-intercruralis (MEYNERT), der die Habenula mit der Formatio reticularis verbindet.

Zur Formatio reticularis ist auch eine Verbindung über den hinteren und vorderen Hypothalamus und das Septum beschrieben (NAUTA 1958, KNOOK 1966).

Afferenzen fließen dem Mandelkern vom dorsomedialen Thalamus, vom Septum über das Diagonalband und das Gewölbe sowie vom ventralen Septum zu; letztere Afferenz ist ein Bestandteil des Schaltkreises zwischen Hippocampus, Septum und basolateralem Mandelkern.

Auf die anatomische Beziehung zum Hippocampus und Gyrus cinguli ist bereits hingewiesen worden.

## 2.1 4 Hypothalamus

Der Hypothalamus wird vorn begrenzt durch das Chiasma opticum, kaudal durch das Corpus mamillare. Die vordere Fornixsäule teilt ihn in einen medialen und lateralen Abschnitt.

Der mediale Hypothalamus zeichnet sich durch große Kerngruppen aus (nucleus ventromedialis und nucleus dorsomedialis) und schließt das Tuber cinereum und die Eminentia mediana mit ihren Kernen ein.

Im lateralen Hypothalamus verläuft das mediale Vorderhirnbündel zwischen zerstreut liegenden Zellen.

Der vordere Hypothalamus umfaßt die Nuclei supraclasmaticus, supraopticus, paraventricularis und arcuatus. Die Mamillarregion mit den Mamillarkörpern und ihren medialen und lateralen Kernen bildet den hinteren Hypothalamus.

Die Area praeoptica schließt sich nicht deutlich abgrenzbar an den vorderen Hypothalamus rostral der Nuclei supraopticus und paraventricularis an; der präoptische Hypothalamus wird dorsal durch die Commissura anterior, ventral das Chiasma opticum begrenzt.

#### Verbindungen :

Afferente Impulse erreichen den Hypothalamus von den Septalkernen über das mediale Vorderhirnbündel und werden zum Tegmentum weitergeleitet. Über den Fornix wird die Reizfortpflanzung vom Hippocampus vermittelt. Der Nucleus ventromedialis empfängt Fasern vom Mandelkern; außerdem führt die Stria terminalis von der Amygdala zum präoptischen Hypothalamus und zum Nucleus paraventricularis, wo die Stria medullaris ihren Ursprung hat. Es gibt auch eine Verbindung des Hypothalamus zum orbitofrontalen Cortex.

Der Tractus olfacto-mesencephalicus ebenso wie der Pedunculus mamillaris bilden die Leitung zum mesencephalen Tegmentum. Vegetative Impulse erreichen den Hypothalamus aus Anteilen der Formatio reticularis.

Hauptsächlichste Efferenzen stellt das mediale Vorderhirnbündel dar, das den präoptischen und den lateralen Hypothalamus mit dem Hirnstamm verbindet.

Der Tractus mamillo-thalamicus (Vieq d' Azyr) führt zum vorderen Thalamus; weiterhin gibt es Verbindungen zum Cortex und zur Hypophyse.

### 2.1.5 Das Mediale Vorderhirnbündel

Das Mediale Vorderhirnbündel (MFB) stellt die entscheidende bidirektionale Verbindung zwischen Telencephalon, Hypothalamus, den einzelnen Strukturen des Limbischen Systems und dem Hirnstamm dar.

Wie sein Vorläufer, das basale Riechbündel, kommt es von den basalen Riechzentren, i.e. den vorderen olfactorischen Kernen, Tuberculum olfactorium, der Nachbarschaft der Striae olfactoriae und dem pyriformen Cortex und verläuft über das Septum zur Area praeoptica. Über den lateralen Hypothalamus leitet das Bündel zu den seitlichen Kernen der Corpora mamillaria, von wo es nach kaudal ins mesencephale Tegmentum projiziert.

#### Verbindungen des MFB:

Dem MFB fließen auf der Höhe der Area praeoptica Afferenzen von diesem Gebiet selbst und vor allem vom Mandelkern zu; efferente Kollateralen führen zum medialen präoptischen Hypothalamus. Im vorderen hypothalamischen Gebiet gibt das Bündel Fasern zum ventralen Diencephalon, der vorderen Amygdala und den Mittellinien-Kernen des Thalamus ab.

NAUTA (1958) hat einen Neuronenkreis zwischen dem Limbischen System und dem "limbischen Mittelhirngebiet" beschrieben. Es umfaßt die Fasern aus Amygdala und Hippocampus, die über das MFB das Mittelhirn erreichen und die Kollateralen, die das MFB zum Hypothalamus senden.

Ein Teil des MFB läuft zur Formatio reticularis, um Synapsen mit autonomen Zentren des Hirnstamms zu bilden, die auch vom präoptischen Hypothalamus Afferenzen beziehen.

### 2.1.6 Das olfactorische System

Die Nasenmucosa, über primäre olfactorische Bahnen verbunden mit den Bulbi olfactorii, stellt mit ihnen zusammen das periphere Riechsystem dar.

Die sekundären Neurone, die Tractus olfactorii, spalten sich in laterale, mediale und intermediäre Bündel (Striae olfactoriae) und laufen zu den zentralen olfactorischen Zentren, der Area praepyramidalis und der corticomedialen amygdala. Die Region praepyramidalis und periamygdalaris bilden zusammen die primäre Riechrinde.

#### Verbindungen:

Vom praepyramidalen Cortex führt die Leitungsbahn weiter zum Cortex entorhinalis des Hippocampus und über die bekannten Fornix-Projektionen.

Die Stria olfactoria lateralis als das größte der drei Faserbündel projiziert über den Mandelkern und die Stria terminalis zu den Septalkernen; auch die tiefer und diffus verlaufende Stria olfactoria medialis gibt nach Umschaltung im Tuberculum olfactorium Fasern zum Septum weiter.

Von den Septalkernen führt, wie bereits erwähnt (2.1.2, 2.1.5) das basale Riechbündel als Mediales Vorderhirnbündel (Tractus olfacto-mesencephalicus) zum Hypothalamus. Außerdem werden rhinencephale Impulse vom Septum über die Stria medullaris zum Nucleus habenulae und zum Mittelhirn geleitet.

### 3. BESCHREIBUNG NORMALER SEXUELLER VERHALTENSWEISEN

#### 3.1 Verhalten männlicher Tiere

Der physiologische Paarungsvorgang umfaßt mehrere verschieden beeinflussbare Komponenten; man kann unterscheidend das präkoltale Verhalten der eigentlichen Kopulation gegenüberstellen.

Die Werbungsphase, die die Paarung einleitet, ist bei allen Tieren durch appetitives Verhalten gekennzeichnet: das Männchen orientiert sich zum Weibchen und verhält sich motorisch unruhig ("Lokomotion"). Einigen Species ist ein brustspezifischer Ruf ("sex call") eigen, allgemein als "Vokalisation" bezeichnet. Taktile Stimulation der Partner beider Geschlechter, ausgeprägt als genitales Manipulieren, Saugen am Ohr, Palpieren oder Fellreinigung ("Grooming") dient der Erregungssteigerung. Das gesamte Werbungsmuster des Männchens führt zur Haltungsannahme des weiblichen Tiers für die Kopulation.

Der nächste Schritt bei der Paarungseinleitung ist das Mounting, i.e. das Besteigen des Weibchens, mit Umfassen seiner Flanken. Die Anzahl der Mounts, die vor der ersten Intramission nötig sind, variiert je nach Species; meist sind es mehrere ("multiples" Mounting).

Die Mounting-Latenz (= Aktivationszeit) beschreibt den Zeitraum zwischen dem Erscheinen des Weibchens im Käfig und dem ersten Mount. Sie ist ein wesentlicher Parameter für die Beurteilung des Erregungszustandes.

Mounting wird stets begleitet von stoßartigen Bewegungen mit dem Becken (Thrusting), die zunächst der Lokalisation der Vagina dienen (flache Thrusts) und mit einem tiefen Beckenstoß enden.

Höhepunkt der Mounting-Serie ist die Intramission, i.e. die Insertion des erigierten Penis; bei der "Inkompletten" Intramission (=attempt) dringt der Penis nicht in die Vagina ein. Die "komplette" Intramission ist durch einen tiefen

Beckenstoß gekennzeichnet. Meist werden vor der Ejakulation mehrere Intromissionen ausgeführt.

Die Intromissions-Latenz ist der Zeitraum zwischen dem Erscheinen des Weibchens und der ersten kompletten Intromission. Weiteres Kennzeichen für die Sexualaktivität ist das Inter-Intromissions-Intervall, der zeitliche Abstand zwischen den Intromissionen einer Serie.

Die Ejakulation ist die vom Sympathicus gesteuerte reflektorische Expulsion von Samenflüssigkeit durch den äußeren Urethralgang. Unter der Ejakulations-Latenz versteht man die Periode zwischen der ersten kompletten oder inkompletten Intromission und der Ejakulation. Kriterien für eine erfolgreiche Ejakulation sind der vaginale Kopulationspfropfen und die postejakulatorische Ruheperiode.

Die Refraktärzeit zwischen Ejakulation und Beginn der nächsten Kopulationsserie wird als "postejakulatorisches Intervall" bezeichnet; es ist bedingt durch die herabgesetzte Erregbarkeit spinaler Mechanismen nach der Samenexpulsion. Sexuelle Stimuli sind in dieser Periode unwirksam. Ihre Dauer ist abhängig von der sexuellen Potenz und der Ermüdung, auch vom Alter des Männchens.

Die Intensität des Paarungsverhaltens insgesamt wird durch den physiologischen Zustand und die Aktivität des Weibchens beeinflusst.

### 3.2 Verhalten weiblicher Tiere

Die mit männlichem Verhalten korrespondierenden Paarungselemente der Weibchen treten im hormonell induzierbaren verhaltensprägenden ("behavioural") Oestrus auf, den man dem "vaginalen" Oestrus gegenüberstellt; sie sind unabhängig voneinander und können zeitlich getrennt erscheinen.

Die Tiere zeigen in diesem Zustand größere Bereitschaft, auf sexuelle Stimuli sexualtypisch zu reagieren; Mounting und Intramission werden toleriert, das Lordosis-Verhalten ist zeitlich maximal ausgedehnt. Diesem (spinal integrierten) Standard-Kriterium für die Rezeptivität geht eine Vielzahl von Verhaltensweisen voraus, die die eigentliche Kopulation vorbereiten und die Aktivität der Männchen anregen. Die als "präkopulatorische Werbephase" zusammengefaßten spezifischen Eigenheiten der einzelnen Species werden unten gesondert beschrieben. Stimuliert werden die Männchen durch die sichtbaren Verhaltensänderungen der Weibchen in der Brunstperiode (vor allem der Lokomotion) wie auch den physiologischen Zustand an sich, der eine spezifische Geruchsveränderung der weiblichen Tiere bewirkt. Diese wiederum sind in ihrem Verhalten von der motorischen Aktivität der Partner abhängig (LARSSON 1970).

Das Paarungsverhalten bietet sich so als ein Phänomen dar, in dem soziale, hormonelle und zentralnervöse Einflüsse integriert werden und das als Folge davon durch Faktoren verschiedener Art modifiziert wird.

Im folgenden soll auf einige Verhaltensmerkmale außer den oben ausgeführten Kriterien eingegangen werden, durch die sich die zu besprechenden Species auszeichnen.

### 3.3 Schematischer Überblick über die Verhaltenseinheiten von Nagern, Katzen und Affen

#### 3.3.1 Männchen

##### NAGER

|                                |                                                                                                                                                                                                                                          |
|--------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| WERBUNG                        | Orale Exploration der weiblichen Genitalien,<br>Palpation der Flanken                                                                                                                                                                    |
| MOUNTING                       | Mehrfach vor der ersten Intramission                                                                                                                                                                                                     |
| THRUSTING                      | Endet mit Penetration                                                                                                                                                                                                                    |
| INTROMISSION                   | Multipel; Anzahl: zwischen 2 und 20 bei Ratte,<br>Dauer: ca. 0,25 sec. Vor jeder Ejakulation ganze<br>Intramissions-Serie, danach Belecken des Penis. Ver-<br>schwinden der Erektion und Dismount bis zum Beginn<br>der neuen Kopulation |
| EJAKULATION                    | Multipel; postejakulatorische Kopulationszeichen:<br>Rückenwölbung<br><br>Autogenitales Grooming nach vielen Mounts,<br>Intramissionen und der Ejakulation.                                                                              |
| POSTEJAKULATORISCHES INTERVALL | Starke lokomotorisch-exploratorische Aktivität<br>mit nicht-genitalem Grooming                                                                                                                                                           |

Werbung, Mounting und Thrusting: dem Erregungsmechanismus untergeordnet; bahnt die Steigerung der sexuellen Erregung. Auch "arousal mechanism" (AM) (BEACH 1956). Intramission und Ejakulation als eigentliche Paarungselemente: dem Kopulationsmechanismus ("copulatory mechanism", CM) zugeordnet.

## AFFE

|              |                                                                                                           |
|--------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| WERBUNG      | Saimiri sciureus: tanzähnliche Werbewebungen;<br>Grooming des Weibchens, Präsentieren der Genitalien.     |
| MOUNTING     | Rhesus: zwischen 3 und 300 Mounts; gelegentlich<br>homosexuell. Schimpanse: nur ein Mount vor Ejakulation |
| THRUSTING    | Rhesus: 2 - 8 pro Intramission; Saimiri und Macaca:<br>multipel                                           |
| INTROMISSION | Rhesus: nach einem Mount<br>Saimiri und Macaca: multipel                                                  |
| EJAKULATION  | Saimiri und Macaca: multipel                                                                              |

Penis-Erektion bei Affen soziale Bedeutung: Drohgeste und Überlegenheitszeichen, z.B. gegenüber Neuankommelingen (MACLEAN 1970, 1973).

## KATZE

|              |                                                                           |
|--------------|---------------------------------------------------------------------------|
| WERBUNG      | Griff ins Nackenfell vor Mounting; Grooming                               |
| MOUNTING     | Meist nur ein Mount vor Intramission;<br>verbunden mit "Tretein" der Füße |
| THRUSTING    | Nur bis zur Intramission                                                  |
| INTROMISSION | Meist einmalig, bis zur Ejakulation verlängert.                           |
| EJAKULATION  | Multipel                                                                  |

Gesamtes Kopulationsmuster bei erfahrenen Katzen bis 10 Mal pro Stunde wiederholt.

### 3.3.2 Weibchen

#### NAGER

##### Präkopulatorische Werbephase :

Bei hochrezeptiven Weibchen "hopping" (= spasmodische Sprünge mit steifen Hinterbeinen); "ear vibration" (= schnelles Wackeln mit den Ohren); tragen zur sexuellen Erregung der Männchen bei. Lordosis.

Gesteigerte Aktivität, motorische Unruhe, "back-kicking response" (=Abwehr des Männchens), fördert dessen Verfolgungstätigkeit. Beschnüffeln der männlichen Genitalien, Schubsen, Zupfen am Fell. Bei Zupacken am Nacken: Treteln.

##### Kopulationshaltung :

Lordosis bei jedem Mount oder in individuell festgelegtem Prozentsatz der männlichen Kopulationsversuche. Auch bei mechanischer Stimulation der Vagina oder nach Palpation der Flanken. Nach Intramission Abbrechen der Lordosis. Anschließend Immobilität oder Grooming.

Postkopulatorische Refraktärperiode durch abnehmende Paarungsmotivation (PEIRCE / NUTTAL 1961).

#### KATZE

##### Präkopulatorische Werbephase :

"Schmeicheln" (entspricht "pleasure reaction"; =Kontaktsuche durch Reiben des Kopfes und der Flanken an geeigneter Stelle, Wälzen am Boden, Heben des Schwanzes). Bei höherem Erregungszustand "Treteln" mit den Hinterfüßen, "Klauenträmpeln" mit den Vorderpfoten.

**Kopulationshaltung:**

"Begattungskauern" (=Ducken nach vorn, Ruhen auf den Vorderpfoten, Präsentieren der geschwollenen Vulva beim Zupacken des Männchens am Nackenfell. Deviation des Schwanzes, Opisthotonus; Vokalisation bei Intramission.

Verhaltensmuster in jedem Stadium des Zyklus genau festgelegt und kaum modifizierbar.

**AFFE**

**Präkopulatorische Werbephase:**

Nur im Oestrus aktive Annäherung an das Männchen; stereotype Gestik; Vokalisation ("sex call").

Schimpanse: Cunnilingus; genitale Manipulation beider Partner.

Saimiri: Vokalisation, Clitoris-Erektion.

**Kopulationshaltung:**

Beugen nach vorn, Präsentieren der Genitalien.

#### 4. HAUPTTEIL

##### UNTERSUCHUNGEN DES CORTEX EINZELNER LIMBISCHER STRUKTUREN UND DES HYPOTHALAMUS UND IHR EINFLUSS AUF DAS SEXUALVERHALTEN

#### 4.1 Cortex

Die enge anatomische Beziehung zwischen Cortex, dem Limbischen System und dem Hypothalamus ist oben angesprochen worden (2.1.1 und 2.1.4). Sie wird durch physiologischen Nachweis elektrischer Potentiale (evoked potentials) unterstützt, die nach Hypothalamus-Stimulation im Cortex entstehen (FULTON 1956, NAKAO 1958).

Die Läsion der Hirnrinde greift in die limbische Funktionsphäre gravierend ein: KLÜVER und BUCY haben hierfür 1939 aus dem Resultat beidseitiger temporaler Lobektomie richtungsweisende Erkenntnis gewonnen. Sie haben nach Entfernung von Uncus, Hippocampus und Nucleus amygdalae zusammen mit dem Schläfenlappen bei männlichen Affen emotionale Reaktionen ähnlich den weniger bekannt gewordenen Versuchsergebnissen von BROWN und SCHÄFER aus den achtziger Jahren des letzten Jahrhunderts beobachtet (KLÜVER/BUCY 1940 und GREEN 1958).

##### 4.1.1 Untersuchungen an männlichen Tieren

Aus dem Symptomenbild des Klüver-Bucy-Syndroms sei hier nur die Hypersexualität der Tiere erwähnt, die höhere Mounting-Frequenz und häufige Penis-Erektion und -Semierektion zeigen, oral und manuell manipulieren und sich bei verlängerter Kopulationsdauer homo- wie heterosexuell verhalten. Nach unilateraler Entfernung der Temporallappen und bei Schonung des Rhinencephalon auch nach bilateraler Exstirpation fehlen diese Erscheinungen (MACLEAN 1949).

Zu einem ähnlichen Ergebnis kommen PRIBRAM und BAGSHAW (1953) nach Resektion des temporalen und periamygdaloiden Cortex und des Gyrus orbitalis bei männlichen Macaca-Rhesusaffen; die Tiere versuchen, nicht-sexuelle große Gegenstände zu besteigen und zeigen häufiger genitale Manipulation. BEACH (1947) erwähnt in seiner Übersichtsarbeit ein weiteres Experiment an männlichen

Rhesusaffen (Ref. 177) mit entsprechendem Resultat (gesteigerter Sexualtrieb, Priapismus, orale und manuelle Masturbation). Hingegen wird das Kopulationsmuster von Katzen nach BEACH (1947) auch bei biltemporaler Lobektomie nicht entscheidend gestört; die operierten Tiere können aber gelegentlich einzelne Verhaltenselemente nicht koordinieren (vgl. Cortex-Ablation).

WOOD (1958) jedoch berichtet von männlichen Katzen, die nach Exstirpation beider Schläfenlappen hypersexuelles Verhalten (im Sinn von homo- wie heterosexueller Betätigung) zeigen.

Bei weiblichen Katzen kommt es nach bilateraler temporaler Lobektomie zu "sexueller Zurückgezogenheit" (WOOD 1958) im Gegensatz zu gleichmaßen lädierten Rhesusweibchen, die nach BEACH (1947, Ref. 177) größere Paarungsbereitschaft und Masturbationsneigung zeigen.

Die vorliegenden Arbeiten über Eingriffe am Temporallappen lassen keine Aussage über seine spezifische Funktion im Hinblick auf die Einzelkomponenten des Sexualverhaltens zu; bei Männchen hemmt er das Paarungsverhalten mit der Folge, daß nach beidseitiger vollständiger Zerstörung Hypersexualität eintritt.

Über die Rolle des Neocortex als Ganzem ist aus zahlreichen Untersuchungen Genaueres bekannt, da nicht nur von lädierenden Eingriffen, sondern auch von Stimulationsversuchen berichtet worden ist.

Bei männlichen Kaninchen haben STONE (1939) und BROOKS (1937) nach Entfernung des Neocortex allein keine Veränderung des Kopulationsverhaltens festgestellt. Nach dem Bericht von BROOKS ist nur der Paarungsbeginn, nicht jedoch der gesamte Kopulationsvorgang gestört, wenn der Neocortex zusammen mit den Bulbi olfactorii lädiert wird. Bei Rattenmännchen, nicht bei Weibchen, bleibt nach DAVIS (1939) die Kopulationstätigkeit in 50 % der Fälle erhalten, wenn der Neocortex beidseitig abgetragen wird. BEACH (1940) findet bei seinen Testratten auch nach unilateraler Decortication geringfügige Abweichungen. Als erster

Autor macht er quantitative Angaben über das Ausmaß der Läsion, zu deren Größe die Beeinträchtigung des Verhaltens proportional ist (bis 20 % keine Störung, zwischen 20 und 60 % unterschiedliche Auswirkung, bei mehr als 60 % Fehlen jeder sexuellen Reaktion). Die Lokalisation des lädierten Gewebes hat keinen Einfluß auf die Verhaltenänderung.

Die früher geteilte Theorie eines corticalen Sexualzentrums (BEACH 1947) ist durch diese Berichte verlassen worden.

Die Störung des normalen männlichen Paarungsmusters ist begründet in der verminderten sexuellen Ansprechbarkeit der Ratten, nicht im Verlust der einzelnen Kopulationselemente.

Sie werden bei männlichen Katzen jedoch auch schon nach einseitiger Decortication betroffen: Mounting- und Intromissions-Frequenzen nehmen bei gleichbleibenden Latenzen ab (BEACH 1947 und BEACH et al. 1956). Bilateral decorticierte Tiere zeigen keinerlei Kopulationsreaktion mehr; das Interesse für den weiblichen Paarungspartner fehlt gänzlich. Nach anderer Meinung kommt es infolge ausgedehnter neocorticaler Läsionen an Katern postoperativ zu verminderter motorischer Aktivität bei konstantem Interesse für das Weibchen (GOLDSTEIN 1957).

#### 4.1.2 Untersuchungen an weiblichen Tieren

Decorticationsversuche wirken sich hier nach übereinstimmenden Berichten weniger einschneidend auf das Kopulationsverhalten aus. Die Kotalaktivität von Meerschweinchen, Kaninchen, Ratten und Katzen ist nach dem Eingriff am Cortex unverändert oder nimmt zu (BEACH 1947). BROOKS (1937) berichtete von unbeeinträchtigten Brunstreflexen bei Kaninchen auch nach zusätzlicher Entfernung der Bulbi olfactorii. BARD (1939 und 1940) konnte an decorticierten Katzen durch mechanische Stimulation der Vagina die Extensorenrigidität aufheben und die Begattungshaltung (Kauern) hervorrufen.

Normales Oestrusverhalten zeigen am Cortex beidseitig lädierte Ratten (DAVIS 1939).

DEMPSEY und RIOCH (1939) haben bei Meerschweinchen nicht die Hirnrinde selbst ausgeschaltet, sondern den Stamm an verschiedenen Stellen zerstört. Nur die Durchtrennung hinter dem Corpus mamillare, nicht rostral davon führt nach ihrem Bericht zum Verlust der Sexualreflexe. Diese Arbeit stellt anschaulich dar, daß die reflektorischen Komponenten des Sexualverhaltens subcortical koordiniert werden. Weibliche Ratten nehmen nach Decortication häufiger die Kopulationshaltung ein; die zum normalen Paarungsmuster gehörende anfängliche Abwehr des Männchens ("back-kicking response") ist vermindert (BEACH 1944). Die aktive Orientierung zum Männchen bleibt jedoch aus, ähnlich dem oben erwähnten Nachlassen des Interesses der decorticierten männlichen Tiere an den weiblichen Partnern.

Der Erregungsmechanismus erweist sich so als gestört, wenn die vordere Hirnrinde nicht funktionsfähig ist. Dagegen bleibt der subcortical gesteuerte Kopulationsmechanismus unbeeinträchtigt. Elektrische Stimulation decorticierter Katzen führt zu übertriebener Ausprägung einiger reflektorischer Paarungselemente (Lordosis, Deviation des Schwanzes, Paarungskauern), bringt aber das appetitive Verhalten zum Erliegen (BEACH 1967 und ROSS et al. 1973). Zudem sind die zeitliche Abfolge und Integration zu einem biologisch sinnvollen Paarungsmuster gestört (SAWYER 1960).

Die Tabellen 1 und 1a fassen die zitierten Autoren und die Versuchsergebnisse zusammen.

Tabelle 1    Übersichtsdarstellung der Untersuchungen am Cortex bei männlichen Tieren

| Autor / Jahr                     | Species   | Lokalisation  | Methode                         | Veränderung                                                |
|----------------------------------|-----------|---------------|---------------------------------|------------------------------------------------------------|
| Stone 1939                       | Kaninchen | Neoc.         | Läsion                          | Kop.verh. ♂                                                |
|                                  | "         | " + Bulb.olf. | "                               | Kop.verh. %.                                               |
| Brooks 1937                      | "         | "             | "                               | " %.                                                       |
| Davis 1939                       | Ratte     | Neoc.         | Aspiration<br>unilat:<br>bilat: | Kop.verh. ♂<br>" bei 50 % ♂                                |
| Beach 1940                       | Ratte     | "             | Läsion bilat.                   | Läs. bis 20 % Kop.verh. ♂<br>" über 60 % " %.              |
| Beach 1947<br>Beach et al. 1956) | Katze     | "             | Ablation<br>unilat.<br>bilat.   | IF: - ; MF: - ; Latenzen ♂<br>Kop.verh. % Vok.: + ; AM: %. |
| Goldstein 1957                   | Katze     | "             | Läsion                          | motor. Akt.: - ; AM ♂                                      |

Legende: AM = arousal mechanism, bilat. = bilateral, Bulb.olf = Bulbus olfactorius, IF = Intramissions-Frequenz, Kop.verh. = Kopulationsverhalten, Läs. = Läsion, MF = Mounting-Frequenz, motor. Akt. = motorische Aktivität, Neoc. = Neocortex, unilat. = unilateral, Vok. = Vokalisation.

+ = zunehmend; - = abnehmend; ♂ = unverändert; % = fehlend

Tabelle 1a Übersichtsdarstellung der Untersuchungen am Cortex bei weiblichen Tieren

| Autor/Jahr         | Species      | Lokalisation                                              | Methode                    | Veränderung                                                              |
|--------------------|--------------|-----------------------------------------------------------|----------------------------|--------------------------------------------------------------------------|
| Dempsey/Riech 1939 | Menschw.     | rostr. Coll. sup.)<br>u. Chiasm. opt.)<br>vor Corp. mam.) | Hinstamm-<br>durchtrennung | Kop.reflexe $\beta$                                                      |
|                    | "            | hinter Corp. mam.                                         | "                          | Kop.reflexe /.                                                           |
| Bard 1939, 1940    | Katze        | Neocortex                                                 | Ablation                   | Begattungslauern +                                                       |
| Brooks 1937        | Kaninchen    | Neoc. + Bulb. olf.                                        | "                          | Kop.verh. $\beta$                                                        |
| Davis 1939         | Ratte        | Neoc.                                                     | Aspiration                 | Kop.verh. $\beta$                                                        |
| Beach 1943         | Ratte        | "                                                         | "                          | Mount $\beta$ ; weibliche Kop.akt. $\beta$                               |
| Beach 1944         | "            | "                                                         | "                          | Hyperlord.; ear wiggling +; hopping +;<br>back-kicking response -.       |
| Beach 1967         | Ratte, Katze | "                                                         | el. Stim.<br>n. Decortic.  | Hyperlord.; Kop.haltung +; Paarungslauern +;<br>Deviation des Schwanzes. |
| Ross et al. 1973   | Ratte        | "                                                         | el. Stim.                  | Hyperlord.                                                               |

Legende: Bulb.olf. = Bulbus olfactorius, Chiasm.opt. = Chiasma opticum, Coll.sup. = Colliculus superior, Corp.mam. = Corpus mamillare, el. Stim. = elektrische Stimulation, Hyperlord. = Hyperlordosis, Kop. = Kopulation, Kop.verh. = Kopulationsverhalten, Kop.akt. = Kopulationsaktivität, Menschsw. = Menschweinschen, n.Decortic. = nach Decortication, Neoc. = Neocortex, rostr. = rostral.  
+ = zunehmend; - = abnehmend;  $\beta$  = unverändert; / = fehlend.

## 4.2 Primäre Riechstrukturen

Zu den Rindenanteilen des Limbischen Systems gehört außer dem fronto-temporalen Cortex das eigentliche alte Riechhirn (PLOOG 1964), das ungleich anderen limbischen Strukturen - etwa großen Teilen des Hippocampus - seine olfaktorische Funktion behalten hat.

Verglichen mit der integrierenden, übergeordneten Rolle des Neocortex kommt ihm eine weit ursprünglichere, unmittelbare Funktion zu, die über die bare Geruchswahrnehmung zur Sicherung des Überlebens des einzelnen Tieres hinaus entscheidend ist für den Fortbestand der Art; ethologische und neurophysiologische Untersuchungen treffen sich hier an einer Stelle. Erst in neuerer Zeit ist die Bedeutung der primären Riechstrukturen jedoch erkannt worden.

### 4.2.1 Untersuchungen an männlichen Tieren

Nach übereinstimmender Meinung älterer Autoren haben die Bulbi olfactorii bei Kaninchen (STONE 1939) und Katzen (WHEATLEY 1944) keinen Einfluß auf das Paarungsverhalten, da es nach beidseitiger Bulbus-Resektion unverändert ausgeprägt ist. Allein BROOKS (1937) berichtet von verzögertem Paarungsbeginn, wenn Cortex und Bulbi olfactorii gleichzeitig zerstört sind.

Mit Versuchstieren einer niedrigeren Species ergibt sich ein anderes Bild: bei Ratten, den Versuchsobjekten in jüngeren Untersuchungen, spielt das olfaktorische System eine wesentliche bahnende Rolle für das Kopulationsgeschehen.

Resektion beider Bulbi olfactorii schränkt die Sexualaktivität im ganzen drastisch ein (HEIMER/LARSSON 1967, HITT et al. 1973), wobei die Mounting- und Intrusions-Frequenzen vermindert sind (LARSSON 1969); die Häufigkeit der Ejakulationen nimmt ab (HEIMER/LARSSON 1967, LARSSON 1969, BERMANT/TAYLOR 1969). Die Latenzzeiten vor den Ejakulationen dehnen sich aus (HEIMER/LARSSON 1967, LARSSON 1970, BERMANT/TAYLOR 1969), häufig wird die Kopulation schon vor der Ejakulation abgebrochen (LARSSON 1969).

Verletzung des Tuberculum olfactorium resultiert in ähnlichen Symptomen, auch hier ejakulieren die Tiere im ganzen weniger (HITT et al. 1973).

Neben den Einbußen, welche die eigentlichen Kopulationsreflexe erfahren, wird in vielen Fällen speziell das präkopulatorische Verhalten beeinträchtigt (LARSSON 1969, HEIMER/LARSSON 1967, BERMANT/TAYLOR 1969), was sich in einer Verzögerung des Paarungsbeginns oder größeren Intramissions-Latenzen äußert. Die Mounting-Frequenz erweist sich als unabhängig von der Intaktheit der Bulbi olfactorii; Aspiration dieser Strukturen bringt beim testosteron-induzierten männlichen Verhalten von Rattenweibchen keinen Rückgang des Mounting mit sich (CONIGLIO/CLEMENS 1972). Die Häufigkeit, mit der die Tiere andere Weibchen besteigen, hängt vielmehr vom physiologischen Zustand und der Aktivität der rezeptiven Tiere ab.

Durch elektrische Schocks der Bulbi olfactorii läßt sich präkoitales Verhalten ebenso wie durch olfaktorische Stimulation mit dem Urin rezeptiver Rattenweibchen induzieren (PFAFF/GREGORY 1971): In beiden Fällen zeigen die Tiere vermehrte exploratorische Aktivität.

Nach elektrischer Stimulation der Bulbi olfactorii oder des lateralen Tractus olfactorius sind Entladungen des Medialen Vorderhirnbündels auf der Höhe des lateralen Hypothalamus und der Area praeseptica zu verzeichnen (SCOTT/PFAFF-MANN 1967). Die anatomische Beziehung der primären Riechstrukturen zum Hypothalamus ist bereits erwähnt worden (2.1.6); der Nachweis olfaktorischer Zuflüsse zur Area praeseptica und zum MFB läßt sich so durch elektrophysiologische Phänomene erhärten. Auf die zentrale Stellung dieser Strukturen für die Koordination des Paarungsverhaltens wird unten eingegangen (4.5.2 und 4.6).

#### 4.2.2 Untersuchungen an weiblichen Tieren

Nach den Studien von BROOKS (1937) und SAWYER (1959) hat auch bei weiblichen Kaninchen Ausschaltung der Bulbi olfactorii keine Verhaltensänderung bewirkt; die bei Männchen beobachtete Beeinträchtigung des Paarungsbeginns wird für Meerschweinchen durch DONOVAN und KOPRIVA (1965) bestätigt; der Kopulationsverlauf ist in seinen anderen Komponenten jedoch ungestört.

Während nach bilateraler Bulbektomie bei Ratten von ZOUHAR und DE GROOT (1963) kein Effekt beobachtet worden ist, beschreibt MOSS (1971) einen bahnenden Einfluß der Anosmie für Lordosis-Verhalten; nach kompletter Entfernung der Bulbi zeigen die Weibchen im Gegensatz zu ihrem präoperativen Verhalten beim ersten Mount des Männchens die Lordosis-Haltung.

Es gibt somit Anhalte für die inhibierende Wirkung männlicher Geruchsreize für weibliche Sexualreflexe.

Die Tabellen 2 und 2a stellen die Versuchsergebnisse der erwähnten Autoren zusammengefaßt dar.

Tabelle 2 Übersichtsbewertung der Untersuchungen an den primären Riechstrukturen männlicher Tiere

| Autor/Jahr            | Species    | Lokalisation | Methode    | Veränderung                             |
|-----------------------|------------|--------------|------------|-----------------------------------------|
| Brooks 1937           | Kaninchen  | Bulb. olf.   | Resektion  | Kop. verh. ♂                            |
|                       | "          | " + Cortex   | "          | Paarungsbeginn --                       |
| Stone 1939            | "          | Bulb. olf.   | "          | Paarungsbeginn --                       |
| Wheatley 1944         | Katze      | "            | "          | Paarungsbeginn --                       |
| Helmer/Larsson 1967   | Ratte      | "            | Lesion     | Kop. verh. --; M ♂, I ♂, EF-; IL+, EL+. |
| Coniglio/Clemens 1972 | " (weibl.) | "            | " , TPgabe | MF ♂                                    |
| Larsson 1969          | Ratte      | rostr. Ncl.  | "          | Paarungsbeginn -; MF-, IF-, EF-.        |
|                       |            | olf. ant.    | "          |                                         |
| Larsson 1970          | "          | Bulb. olf.   | "          | Kop. akt. -, Latenzen +.                |
| Bernant/Taylor 1969   | "          | "            | "          | IL +, EL +; EF -.                       |
| Pfaff/Gregory 1971    | "          | "            | el. Stim.  | präkoitales Verh. +                     |
| Hitt et al. 1973      | "          | Tub. olf.    | Lesion     | Kop. verh. -; EF -.                     |

## Legende:

Bulb. olf. = Bulbus olfactorius; EF = Ejakulations-Frequenz; EL = Ejakulations-Latenz; el. Stim. = elektrische Stimulation; I = Intramission; IF = Intramissions-Frequenz; IL = Intramissions-Latenz; Kop. akt. = Kopulationsaktivität; Kop. verh. = Kopulationsverhalten; M = Mounting; MF = Mounting-Frequenz; rostr. Ncl. olf. ant. = rostraler Nucleus olfactorius anterior; TP = Testosteronproportion; Tub. olf. = Tuberculum olfactorium; Verh. = Verhalten.

+ = zunehmend; - = abnehmend; -- = stark abnehmend; ♂ = unverändert.

Tabelle 2a Übersicht über die Untersuchungen an den intimen Riechstrukturen weiblicher Tiere

| Autor/Jahr           | Species   | Lokalisation | Methode   | Veränderung                         |
|----------------------|-----------|--------------|-----------|-------------------------------------|
| Brooks 1937          | Kaninchen | Bulb.olf.    | Resektion | Kop.verh. ♂                         |
| Sawyer 1959          | Kaninchen | "            | Abtragen  | Kop.verh. ♂                         |
| Zouhar/de Groot 1963 | Ratte     | "            | Resektion | Kop.verh. ♂                         |
| Donovan/Kopriva 1965 | Meerschw. | "            | "         | nur Paarungsbeginn -; Kop.verlauf ♂ |
| Moss 1971            | Ratte     | "            | "         | Lord. +.                            |

Legende: Bulb.olf. = Bulbus olfactorius; Kop. = Kopulation; Kop.verh. = Kopulationsverhalten; Lord. = Lordosis.

+ = zunehmend; - = abnehmend; ♂ = unverändert.

Dem Verlauf der anatomischen Hauptverbindung der primären Riechstrukturen folgend, soll anschließend das Septum-Gebiet besprochen werden; es ist, wie oben erwähnt, eine zentrale Schaltstelle des limbischen Verbundsystems. Da die Septalregion als Bestandteil des PAPEZ'schen Neuronenkreises mit dem Hippocampus und dem Gyrus cinguli eng verknüpft ist, sollen diese Strukturen in einem Kapitel zusammengefaßt als SEPTUM-ZIRKEL (MACLEAN 1958a) behandelt werden.

#### 4.3 Septum - Zirkel

Nach elektrischer Reizung im Septalgebiet sind sich ähnelnde sexualbezogene Reaktionen beschrieben worden.

##### 4.3.1 Untersuchungen an männlichen und weiblichen Tieren

HESS und MEYER haben 1956 bei Katzen Fellreinigung beobachtet, 1967 Schmelcheln nach Stimulation noch unbenannter Fasersysteme. Das gesamte Septum ist nach MACLEAN (1958a) für "pleasure and grooming reactions" und Penis-Erektion verantwortlich. KIM (1960) weist auf den Gyrus cinguli als positiven Reizort für diese sexualtypischen Zeichen hin.

Bei weiblichen Tieren lassen sich im Septalgebiet entsprechende Reaktionen lokalisieren (MAURUS et al. 1965, JÜRGENS et al. 1967). Salmiri-Affen zeigen Clitoris-Erektion nach Reizung an Lokalisationen, die für männliche Tiere ausführlich beschrieben worden sind (MACLEAN/PLOOG 1962). Für Penis-Erektion positive Loci überlappen sich mit den drei Hauptabschnitten der Hippocampus-Projektionen, die in 2.1.2 beschrieben sind.

Elektrische Nachentladungen treten als Nachwirkung der Stimulation des Hippocampus selbst oder mit ihm verbundener Gebiete auf. Diese Entladungen sind assoziiert mit maximaler Penis-Erektion (MACLEAN 1957). Wird die Verbindung des Hippocampus zum Reizort unterbrochen, etwa durch Koagulation des Medialen Vorderhirnbündels, geht die Penis-Erektion zurück.

Die meisten der Studien, die sich mit der Funktion des Hippocampus befassen, beziehen benachbarte Hirnareale ein; nur KIM (1960) und KLING et al. (1960) haben Läsionen am Hippocampus allein vorgenommen und übereinstimmend beobachtet, daß Ratten nach Absaugen der gesamten Struktur (KIM) und Katzen nach Läsion hinterer und dorsaler Anteile (KLING et al.) vermehrtes Mounting zeigen.

Hippocampus-Exstirpationen, die als bitemporale Lobektomie von SCHREINER und KLING (1953) und KLING et al. (1960) vorgenommen worden sind, haben im Rahmen des KLÜVER-BUCY-Syndroms Hypersexualität der Katzen herbeigeführt; neben dem ventralen Hippocampus waren Mandelkern und Gyrus cinguli (KLING et al.) und der temporale Cortex (SCHREINER/KLING) zerstört worden.

BARD und RIOCH (1937) haben bei Katzen Schmelcheln festgestellt, wenn Gyrus cinguli und Hippocampus bilateral exstirpiert waren. Bei weiblichen Meer-schweinchen jedoch erlischt jedes Paarungsverhalten nach Entfernung von Hippocampus und Neocortex (DEMPSEY/RIOCH 1939).

Arbeiten über das Septum beschreiben gleichzeitig die Funktion anderer Hirn-areale.

SOULAIRAC (1963) hat mit den Kernen des vorderen Hypothalamus bei Ratten das Septum lädiert und anschließend eine Verminderung der Intramissions- und Ejakulations-Frequenzen festgestellt.

Nach den Berichten von HEIMER und LARSSON (1967) bleibt hingegen das Kopulationsverhalten von männlichen Ratten nach Zerstörung der gleichen Gebiete unverändert.

Gezielte Untersuchungen nur des Septum von NANCE et al. (1974) haben zum Ergebnis, daß ovariectomierte Rattenweibchen nach Östrogen- und Progesteronsubstitution gehäuft die Lordosis-Haltung einnehmen; die Kontrolltiere ohne Hirnläsion verändern auf die Hormongaben hin ihr Verhalten nicht.

Dieses Ergebnis ist im Einklang mit der bei männlichen Katzen auftretenden Hypersexualität nach Läsion im Septum-Zirkel, die jedoch ohne Hormonsubstitution zustande kommt.

Die Tabellen 3 und 3a fassen die Arbeitsergebnisse der genannten Autoren als Übersicht zusammen.

**Tabelle 3** Übersicht über die Untersuchungen am Septum-Zirkel bei männlichen und weiblichen Tieren  
 - Schwerpunkt Hippocampus

| Autor / Jahr         | Species             | Lokalisation                      | Methode   | Veränderung                                |
|----------------------|---------------------|-----------------------------------|-----------|--------------------------------------------|
| Klüver/Bucy 1939     | ♂ Affe              | Hippocampus                       | Ablation  | Hypersex                                   |
| Schreiner/Kling 1953 | ♀ Katze             | "                                 | "         | Lord. +; Thrust +; Mount. +; PE +          |
| Kling et al. 1960    | ♂ Katze             | " , post. u. dors.                | "         | Kap.verh. +, Mount. ++                     |
|                      | ♀ Katze             | " , ventr., Hipp., Am., Gyr.cing. | "         | Hypersex                                   |
| Bard/Rioch 1937      | ♂ Katze             | " u. Gyr.cing.                    | "         | Schneideheln                               |
| Dempsey/Rioch 1939   | ♀ Meers.<br>♀ Katze | " u. Neocortex                    | "         | Kap.verh. ♂; Vok. +                        |
| Kim 1960             | ♂ Ratte             | "                                 | Absaugen  | Mount. +                                   |
|                      | ♀ "                 | " u. "                            | "         | Kap.verh. ♂; Desorientiertheit             |
| Maclean 1957         | ♂ Katze             | " u. prox.Forn.                   | el. Stim. | partielle PE, pleasure + grooming reaction |
| Maclean/Ploog 1962   | ♂ "                 | "                                 | "         | PE +                                       |

**Legende:** Am. = Amygdala; dors. = dorsal; genit. = genital; Gyr.cing. = Gyrus cinguli; Hipp. = Hippocampus;  
 Hypersex = hypersexuelles Verhalten; Kap.verh. = Kopulationsverhalten; Lord. = Lordosis; Meers. =  
 Meerschweinchen; Mount. = Mounting; PE = Penis-Erektion; post. = posterior; prox. Forn. = proximaler  
 Fornix; Thrust. = Thrusting; ventr. = ventral; Vok. = Vokalisation.

♂ = männlich und weiblich; + = Zunahme; ++ = starke Zunahme; - = Abnahme  
 ♂ = unverändert; / = fehlt.

| Autor / Jahr         | Species   | Lokalisation           | Methode     | Veränderung                        |
|----------------------|-----------|------------------------|-------------|------------------------------------|
| Hess/Meyer 1956      | ♀ Katze   | Septum + Gyr. cing.    | el. Stim.   | Fellreinigung                      |
| Meyer/Hess 1957      | ♀ "       | "                      | "           | Schmeicheln                        |
| Maclean 1958 a       | ♂ "       | Septum-Zirkel          | "           | pleasure + grooming reaction, PE + |
| Maurus et al. 1965   | ♀ Saimiri | Septalregion           | "           | CE +                               |
| Jürgens et al. 1967  | ♀ "       | "                      | "           | CE +, PE +                         |
| Maclean/Ploog 1962   | ♂ Affe    | Sept. ant., Gyr. cing. | "           | PE +                               |
| Kim 1960             | ♂ Ratte   | Septalregion           | "           | PE +, pleasure reaction            |
| Soulairac, M.L. 1963 | ♂ Ratte   | Septum                 | Läsion      | IF -; EF -; inkompl. I +           |
| Helmer/Larsson 1967  | ♂ "       | "                      | "           | Kap. verh. ♂                       |
| Nance et al. 1974    | ♂ "       | "                      | Östr., Läs. | Lord. ++                           |

Legende: ant. = anterior · CE = Clitoris-Erektion; EF = Ejakulations-Frequenz; Gyr. cing. = Gyrus cinguli;  
 I = Intramission; IF = Intramissions-Frequenz; Inkompl. = Inkomplett; Kap. verh. = Kopulationsverhalten;  
 Läs. = Läsion; Lord. = Lordosis; Östr. = Östrogengabe · PE = Penis-Erektion · Sept. = Septum.

♂ = männlich und weiblich; + = Zunahme; ++ = starke Zunahme; - = Abnahme;

♂ = unverändert; % = fehlt.

#### 4.4 Corpus amygdaloideum

Als eine der positiven Lokalisationen, in denen bei weiblichen Katzen elektrische Stimulation zu Fellreinigung führt, haben HESS und MEYER (1956) den Mandelkern beschrieben. Aus jüngeren Berichten ergibt sich, daß vor allem Gewebserstörung in diesem Gebiet ähnlich wie an der Septalregion sexuelle Aktivität zur Folge hat.

##### 4.4.1 Untersuchungen an männlichen Tieren

Analog den klassischen Ablationsstudien von KLÜVER und BUCY, die auch den Mandelkern betroffen hatten, haben PRIBRAM und BAGSHAW (1953) *Macaca-Rhesusaffen* untersucht; auch sie haben den Befund postoperativer Hypersexualität nach Läsion des periamygdaloiden Cortex bestätigt: die Tiere hatten neben Manipulation der Genitalien vermehrte Mounting-Versuche unternommen.

SCHREINER und KLING (1953, 1954) WOOD (1958), GREEN et al. (1957) und KLING et al. (1960) haben an Katzen den Mandelkern zusammen mit dem Cortex pyriformis exstirpiert und festgestellt, daß Mounting und Thrusting häufiger werden (SCHREINER/KLING 1953, GREEN et al. 1957) und sexualspezifische Vokalisation, Penis-Erektion und Masturbation auftreten.

Auch bei Ratten erlaubt vordere amygdaloid-pyriforme Gewebserstörung nach GIANTONIO et al. (1970) einen unbeeinträchtigten Paarungsablauf; SAWYER (1960) hingegen schreibt dem pyriformen Cortex hemmende Wirkung auf männliches Sexualverhalten zu, da er nach Läsion eines kleinen Gebiets bei intaktem Mandelkern Hypersexualität beobachtet hat. In diesem Sinn wird auch von SCHREINER und KLING (1953) und GREEN et al. (1957) berichtet, die bei Katzen eine Frequenzsteigerung der Kopulationsreflexe nach Ausschaltung des pyriformen Cortex mit dem Mandelkern beobachten.

Außer der Intensität und der Häufigkeit der normalen Kopulationselemente steuert die Amygdala bei Katzen auch das präkoitale Verhalten; es wird von zunehmender lokomotorischer Unruhe und investigatorischem Verhalten berichtet (SCHREINER/KLING 1953, 1954, GREEN et al. 1957). Präoperative Kastration jedoch bringt jede sexuelle Reaktion zum Erliegen.

Zudem verlieren Katzen wie auch Affen durch amygdaläre Läsion die Fähigkeit, geeignete Kopulationspartner zu identifizieren; sie verhalten sich homo- und heterosexuell und versuchen, mit Tieren anderer Species oder einigen Gattungsgenossen gleichzeitig zu kopulieren ("Tandemkopulation"; SCHREINER/KLING 1953).

Die Auswirkung von Läsionen der Amygdala und des Cortex pyriformis im Sinn postoperativ hypersexuellen Verhaltens bei männlichen Katzen und Affen sind eindeutig belegt; die meisten Studien befassen sich mit dem Nucleus amygdalae als ganzem, ohne auf die Funktion der einzelnen Kerne einzugehen. Nur von WOOD (1958) wird nach Ausschaltung des Nucleus basolateralis bei Katzen Hypersexualität beschrieben.

Über die Bedeutung der Amygdala-Kerne bei Ratten bestehen gegensätzliche Meinungen.

SCHWARTZ und KLING (1961) haben nach Amygdalektomie nur uncharakteristische Verhaltensänderungen festgestellt; zum Teil sind Spontanejakulationen beobachtet worden.

Diese Studie stimmt teilweise überein mit der Arbeit von GIANTONIO et al. (1970), die nach Ausschaltung der Nuclei basolaterales keine meßbare Beeinflussung des Kopulationsverhaltens der Testratten gefunden haben. Dagegen nimmt nach Läsion der Nuclei corticomediales oder der Stria terminalis die Ejakulations-Latenz zu, die Ejakulations-Frequenz ab. Das postejakulatorische Intervall bleibt unverändert. HARRIS und SACHS (1975) schreiben dem Nucleus basolateralis eine weniger bedeutsame Rolle zu als dem Nucleus corticomedialis

und berichten wie GIANONIO et al. nach dessen Ausschaltung von verlängerter Ejakulations-Frequenz und darüber hinaus von einer Zunahme der Intramissions- und Kopulations-Frequenzen. Nach Läsion der basolateralen Kerne allein nimmt nur die Frequenz der Kopulationen zu.

Die Erklärung für diese selektive Funktion des Nucleus corticomedialis bei Rattenmännchen steht noch aus; hormonelle Einflüsse scheinen nicht ausschlaggebend zu sein, da die Substitution von Testosteron bei kastrierten Versuchstieren keine Verhaltensänderung bewirkt.

#### 4.4.2 Untersuchungen an weiblichen Tieren

Bilateraler Amygdala-Zerstörung und gleichzeitiger Läsion der Stria terminalis folgt bei weiblichen Ratten starke Paarungsaktivität im Dioestrus und Anoestrus (DE GROOT/CRITCHLOW 1960, ZOUHAR/DE GROOT 1963).

Bei Kaninchen haben Läsionen der lateralen und hinteren Amygdala-Kerne keinen Einfluß auf normale Paarungsabläufe (SAWYER 1959). Zerstörung des rostralen und dorsalen Kernes wirkt sich auch bei Affenweibchen - im Gegensatz zu den Männchen - nicht gravierend aus (JAMESON et al. 1957); die Autoren berichten von unspezifischen Veränderungen bei nur einem der Testtiere.

Ein Teil der an Katzen unternommenen Untersuchungen (SCHREINER und KLING 1953) hat ergeben, daß weibliche Tiere dieser Gattung nach bilateraler Läsion im ersten oder zweiten postoperativen Monat gehäuft die Lordosis-Haltung einnehmen. Dies entspricht den gesteigerten sexuellen Reaktionsweisen bei Männchen. Zudem fällt auch bei Weibchen wie bei Katern betontes präkoitales Verhalten (Investigatorische Unruhe) und sexualtypische Vokalisation auf (GREEN et al. 1957, SCHREINER/KLING 1953, WOOD 1958).

Nach anderen Berichten erfahren Katzen nach Amygdalektomie keine Veränderung gegenüber normalem Verhalten (GREEN et al. 1957) oder zeigen 8 bis 10 Wochen danach keine sexuelle Reaktion mehr (WOOD 1958). Unabhängig vom hormonellen Zustand verhalten sie sich Kopulationsversuchen der Männchen gegenüber abweisend (LANCE/HAGAMEN 1958). Hormongaben können auch Ausfälle des Lordosis-Verhaltens nach Entfernung des Mandelkerns nicht ausgleichen (NANCE et al. 1974). Nach Hormonentzug durch Kastration und anschließender unilateraler Amygdalektomie verweigern Katzen die Paarung, nicht aber, wenn sie beidseitig operiert sind (SCHREINER/KLING 1954). Dagegen ist bei Katzen mit beidseits zerstörtem Mandelkern Mounting beobachtet worden, wobei das hamotypische weibliche Verhalten unverändert geblieben war (GREEN et al. 1957).

Die Tabellen 4 und 4a fassen die genannten Arbeiten zusammen.

**Tabelle 4** Zusammenfassung der Versuchsergebnisse über die Amygdala und den Cortex pyriformis bei männlichen Tieren

| Autor/ Jahr           | Species           | Localization                   | Methode              | Veränderung                                                  |
|-----------------------|-------------------|--------------------------------|----------------------|--------------------------------------------------------------|
| Hess/Meyer 1956       | Katze             | Amygdala                       | el. Stim.            | Fellreinigung                                                |
| Klüver/Bucy 1939      | Affe              | Am., Lab. pyrif.               | Exstirpation         | Hypersex                                                     |
| Pilbraz/Bagshaw 1953  | Macaca            | Amygd. u. temp. Cort.          | Läsion               | Mount +; Manipulation d. Genitalien                          |
| Schreiner/Kling 1953  | Katze             | Am. Lab. pyrif.                | "                    | Thrust +; Mount +; PEI +; Mono- u. Heterosex; invest. Unruhe |
| Schreiner/Kling 1954  | "                 | "                              | " , Kastr., Östragen | KF +; Latenzen -; präkortales Verh. +                        |
| Green et al. 1957     | "                 | "                              | "                    | Hypersex; invest. Unruhe                                     |
| Wood 1958             | "                 | "                              | "                    | Maint +; Vak. +; Hypersex, invest. Verh.                     |
| Kling et al. 1960     | "                 | " Ncl. lat.                    | "                    | Hypersex 4-8 Wochen p. op.                                   |
| Schreiner/Kling 1956  | Hund, Affe et al. | "                              | Exstirpation         | Hypersex                                                     |
| Schwartz/Kling 1961   | Ratte             | "                              | Läsion               | Maint +; Thrust +                                            |
| Giantonio et al. 1970 | "                 | Ncl. basolat. u.) corticomed.) | Exstirpation         | Maint $\beta$ ; z. T. Spontanejak., z. T. Kop. akt., /.      |
| Harris/Sechs 1975     | "                 | Ncl. basolat.)                 | "                    | EL +; EF -; PEI $\beta$                                      |
|                       |                   | Ncl. corticomed.)              | "                    | EL $\beta$ ; KF +; IF $\beta$                                |
|                       |                   |                                |                      | EL ++; KF +; IF +                                            |

**Legende:** Am. = Amygdala; Anygd. = Amygdaltr; basomed. = basomedial; Cort. = Cortex; corticomed. = corticomedial; Ef = Ejakulations-Frequenz; Ejak. = Ejakulation; EL = Ejakulations-Latenz; el. Stim. = elektrische Stimulation; Homosex = homosexuelles Verhalten; Heterosex = heterosexuelles Verhalten; Hypersex = hypersexuelles Verhalten; invest. = investigatorisch; Kastr. = Kastration; KF = Kopulations-Frequenz; Kop. akt. = Kopulationsaktivität; lat. = lateral; Lab. pyrif. = Lobus pyriformis; Mount = Mounting; Ncl. lat. = Nucleus lateralis; PEI = postejakulatorisches Intervall; temp. = temporal; Thrust = Thrusting; Vak. = Vokalisation.

+ = Zunahme; - = Abnahme;  $\beta$  = keine Veränderung; / = fehlt;

++ = starke Zunahme.

Tabelle 4 a      Zusammenfassung der Versuchsergebnisse von Eingriffen am Mandelkern und Cortex pyriformis bei weiblichen Tieren

| Autor / Jahr            | Species   | Lokalisation       | Methode              | Veränderung                       |
|-------------------------|-----------|--------------------|----------------------|-----------------------------------|
| Jameson et al. 1957     | Macaca    | Am.-Gegend         | radioaktive Strahlen | Kop.verh. ♂                       |
| Sawyer 1959             | Kaninchen | Am.Ncl.lat.+ post. | Läsion               | Kop.verh. ♂                       |
| Lance/Hagamen 1958      | Katze     | "                  | Extirpation          | Kop.verh. -; abweisend            |
| Green et al. 1957       | "         | "                  | "                    | Kop.verh. ♂; invest.Verh. Mount + |
| Wood 1958               | "         | "                  | "                    | Kop.verh. -                       |
| Schreiner/Kling 1954    | "         | " Ncl.lat.         | "                    | Kop.verh. -; abweisend            |
| Schreiner/Kling 1953    | "         | " unilat. bilat.   | " , Kastr.           | Kop.verh. ♂                       |
| De Groot/Critchlow 1960 | Ratte     | " bilat.           | Extirpation          | Lord. +                           |
| Zouhar/ de Groot 1963   | "         | "                  | Läsion               | Kop.verh. +; Paarung im Dioestrus |
| Nance et al. 1974       | "         | "                  | " , Östr., Prog.     | Kop.verh. +<br>Lord. ♂            |

Legende: Am. = Amygdala; bilat. = bilateral; invest. = investigatorisch; Kastr. = Kastration; Kop.verh. = Kopulationsverhalten;  
 Lord. = Lordosis; Ncl.lat.-post. = Nucleus lateralis und posterior; Östr. = Östrogengaben; Prog. = Progesterongaben;  
 unilat. = unilateral.

+ = zunehmend; - = abnehmend; ♂ = unverändert; ' / . = fehlt.

## 4.5 Hypothalamus

Da sich aus den vorliegenden, den Hypothalamus betreffenden Arbeiten unterschiedliche Funktionen der einzelnen hypothalamischen Gebiete ergeben, soll entsprechend der anatomischen Differenzierung (vgl. 2.2.4) getrennt auf die vorderen, mittleren und hinteren Bestandteile eingegangen werden. Der Area praeoptica kommt eine für das Sexualverhalten wesentliche Rolle zu, die in einem gesonderten Abschnitt berücksichtigt wird.

### 4.5.1 Untersuchungen am vorderen Hypothalamus

#### 4.5.1.1 Experimentelle Studien an männlichen Tieren

Signifikante Verminderung oder völliges Fehlen der Sexualaktivität haben BROOKHART und DEY (1941) bei männlichen Meerschweinchen festgestellt, bei denen sie die ventrale Grenze des Hypothalamus zwischen Chiasma opticum und Hypophysenstiel bilateral zerstört hatten (Sexualaktivität bedeutet hier: Verfolgen des Weibchens, Fellzausen, ano-genitale Exploration). Auch die Kopulationsbewegungen fehlen, wogegen die Mounting-Aktivität erhalten bleibt. Dies gilt auch für testosteronbehandelte weibliche Ratten, bei denen nach vorderer hypothalamischer Läsion zwar die Häufigkeit der "Sexualkontakte" (Zit.) zurückgeht, die Mounting-Frequenz jedoch konstant ist (SINGER 1968).

Durch andere Arbeiten läßt sich diese Auffassung nicht erhärten. So kann elektrische Reizung des dorsolateralen anterioren Hypothalamus die gesamte Paarungsaktivität von Ratten steigern; die Frequenzen von Mounting, Intramissionen und Ejakulationen nehmen bei Verkürzung des postejakulatorischen Intervalls zu (VAUGHAN/FISHER 1962). Dementsprechend fällt bei Zerstörung des vorderen Hypothalamus das gesamte Kopulationsverhalten aus (SOULAIRAC et al. 1958). Hingegen können im lateralen vorderen Hypothalamus lädierte Ratten unverändertes Paarungsverhalten zeigen (HEIMER/LARSSON 1967).

Die nur unilateral Intakten Nuclei praeopticus, supraopticus und suprachiasmaticus erlauben bei Ratten normales Sexualverhalten, während beidseitige Zerstörung die Intromissionen und Ejakulationen stark verringert und zuletzt ausschließt (SOULAIRAC/SOULAIRAC 1956). Meerschweinchen dagegen kopulieren trotz bilateraler Läsion der Nuclei praeopticus und supraopticus unverändert (PHOENIX 1961).

Läsion der Nuclei paraventriculares (PHOENIX) und zusätzlich der Nuclei suprachiasmatici (SOULAIRAC 1963) beeinflussen hingegen sowohl bei Meerschweinchen als auch bei Ratten das Paarungsverhalten gravierend; Intromissionen und Ejakulationen treten nur noch vereinzelt auf oder fehlen ganz. Reduziertes Mounting-Verhalten (PHOENIX) und vermehrte inkomplette Kopulationen (SOULAIRAC) werden beobachtet.

#### 4.5.1.2 Experimentelle Studien an weiblichen Tieren

BROOKHART et al. (1941) haben auch bei weiblichen Meerschweinchen die hintere Grenze des Chiasma opticum zerstört und bei reduziertem oder fehlendem Oestrus der Tiere den Ausfall des Paarungsverhaltens festgestellt; auch nach Studien an Katzen, die um den Nucleus supraopticus ladiert worden waren, hatte sich angesichts des Wegfalls der Kopulationsaktivität schon einige Jahre vorher das Postulat eines vorderen hypothalamischen Sexualzentrums nahegelegt (FISHER et al 1938).

Permanenter Anoestrus (SAWYER/ROBISON 1956) und fehlendes Lordosis-Verhalten (SINGER 1968) nach Läsion im vorderen Hypothalamus wird auch für Katzen beschrieben, die ebenso wie Ratten (LAW/MEAGHER 1958) die Paarungsversuche der Männchen zurückweisen. Auch bei bestehendem vaginalen Oestrus nach Hormonsubstitution zeigen Ratten kein Kopulationsverhalten (GREER 1953), wenn sie zwischen dem Nucleus paraventricularis und dem Infundibulum ladiert sind.

Erstreckt sich der Läsionsort bei Meerschweinchen nach kaudal bis zu den Corpora mamillaria, läßt sich ein unterschiedlicher Grad der Beeinträchtigung feststellen: Tiere mit "partielllem Defizit" weisen nur eine Verlängerung der Latenz bis zum Oestrus auf, während in anderen Fällen - entsprechend dem Befund bei Katzen (SINGER 1968) - das Lordosis-Verhalten ebenso wie Mounting nach Testosterongaben signifikant oder vollständig zurückgeht ("severe deficits"; GOY/PHOENIX 1963). Die postoperativen Veränderungen werden hier quantifiziert dargestellt, sind jedoch der Ausdehnung der Läsion nicht proportional.

Außerdem kann man, den Autoren folgend, den Ausfall weder von Lordosis noch von Mounting der Verletzung spezifischer Strukturen im vorderen Hypothalamus zuschreiben.

Die Tabellen 5 und 5a fassen die Versuchsergebnisse der genannten Autoren zusammen.

**Tabelle 5** Übersicht über die Versuchsergebnisse von Studien am vorderen Hypothalamus bei männlichen Tieren

| Autor / Jahr               | Species        | Lokalisation             | Methode                  | Veränderung                                                                |
|----------------------------|----------------|--------------------------|--------------------------|----------------------------------------------------------------------------|
| Brookhart/Doy 1941         | Merschweinchen | zw. Ch. opt. und Infund. | Lesion bilat.<br>unilat. | Kop.verh. - oder + / .; M ♂;<br>Kapulationsbewegungen + / .<br>Kop.verh. ♂ |
| Singer 1968                | Ratte          | AH                       | "                        | M ♂; Sexualkontakte --                                                     |
| Helfmer/Larsson 1967       | "              | AH lat.                  | "                        | Kop.verh. ♂                                                                |
| Soulairac/Soulairac 1956 ) | "              | Ncl. preopt., )          | " bilat.                 | IF -, EF -, inkompl. Kop. +                                                |
| Soulairac et al. 1958 )    | )              | Ncl. suprachiasm.)       | unilat.                  | IF ♂, EF ♂                                                                 |
| Vaughan/Fisher 1962        | "              | Ncl. supropt. )          | el. Stim.                | MF +; PE +; I +; E +; PEI --                                               |

**Legende:**

AH = vorderer Hypothalamus; bilat. = bilateral; Ch. opt. = Chiasma opticum; dorsolat. = dorsolateral;  
 E = Ejakulation; EF = Ejakulations-Frequenz; el. Stim. = elektrische Stimulation; I = Intrusionen;  
 IF = Intrusions-Frequenz; Infund. = Infundibulum; inkompl. Kop. = inkomplette Kopulationen;  
 Kop.verh. = Kopulationsverhalten; Les. = Läsion; M = Mounting; MF = Mounting-Frequenz; Ncl. = Nucleus;  
 PE = Penis-Erektion; PEI = Postejakulatorisches Intervall; preopt. = praesopticus; suprachiasm. = supra-chiasmaticus; supropt. = aspraopticus; unilat. = unilateral; ventromed. = ventromedialis.  
 + = Zunahme, ++ = starke Zunahme, - = Abnahme, -- = starke Abnahme, ♂ = unverändert, + / . = fehlt.

Tabelle 5a Übersicht über Versuchsergebnisse von Studien am vorderen Hypothalamus bei weiblichen Tieren

| Autor/Jahr              | Species         | Lokalisation                             | Methode      | Veränderung                                                                     |
|-------------------------|-----------------|------------------------------------------|--------------|---------------------------------------------------------------------------------|
| Dempsey/Rioch 1939      | Meerschweinchen | AH                                       | Läsion       | Kap.verh. %.                                                                    |
| Brookhart et al 1940/41 | "               | hint. Grenze Ch.opt.                     | "            | Kap.verh. %.; Oestrus -- oder %.                                                |
| Law/Meagher 1958        | Ratte           | hint. Grenze Ch.opt.                     | "            | Lord. %.                                                                        |
| Gay/Phoenix 1958        | Meerschweinchen | Ncl.arc.,<br>zw. Ch.opt. u.<br>Corp.mam. | "            | "partial deficiente"; Lat. bis Oestrus +<br>"severe deficiente"; Lord -- od. %. |
| Fisher et al. 1938      | Katze           | um Ncl. supraopt.                        | "            | Kap. verh. %.                                                                   |
| Greer 1953              | Ratte           | zw. Ncl. parav. u.<br>Infund.            | "            | vaginaler Oestr. +, Kap. verh. %.                                               |
| Sawyer/Robison 1956     | Katze           | AH rostr.,<br>Ncl. ventromed.            | "            | Anoestrus, abweisend                                                            |
| Singer 1968             | "               | AH                                       | "<br>" Test. | Lord. %., Sexualkontakte --<br>M +                                              |

Legende: AH = vorderer Hypothalamus; arc. = arcuatus; Ch.opt. = Chiasma opticum; Corp.mam. = Corpus mamillare;  
 hint. = hintere; Infund. = Infundibulum; Kap.verh. = Kopulationsverhalten; Läs. = Läsion; Lat. = Latenz;  
 Lord. = Lordosis; Ncl. = Nucleus; Oestr. = Oestrus; parav. = paraventricularis; rostr. = rostral;  
 supraopt. = supraopticus; Test. = Testosterongabe; ventromed. = ventromedialis.

+ = Zunahme; - = Abnahme; -- = starke Abnahme; Ø = unverändert; % = fehlt.

## 4.5.2 Untersuchungen der Area praeoptica (POA)

### 4.5.2.1 Beobachtungen bei männlichen Tieren

#### Untersuchungen mittels elektrischer Stimulation:

Schon HESS (1956) hat sich mit der Area praeoptica im Zusammenhang mit dem Sexualverhalten von Katzen befaßt. Die manifeste Fellreinigung nach elektrischer Reizung des Gebietes hat auf seine Rolle für die Paarungsaktivität hingedeutet.

Affen reagieren auf Stromstöße mit Penis-Erektion und Thrusting, in einigen Fällen mit Ejakulationen (ROBINSON/MISHKIN 1966). Bei Ratten führt elektrische Reizung zu größerer Mounting-Aktivität, Verringerung der Anzahl präejakulatorischer Intramissionen, verkürzten Intramissions- und Ejakulations-Latenzen, einer verlängerten Ejakulations-Serie und stark vermindertem postejakulatorischem Intervall (MALSBURY 1971, VAN DIS/LARSSON 1971).

#### Untersuchungen mittels lädlerender Eingriffe:

Postoperative Veränderungen nach Läsion im gesamten Hypothalamus von Rattenmännchen wurden von SOULAIRAC (1963) ausführlich geschildert; im Vergleich zu anderen Strukturen des Diencephalon wirkt sich die Zerstörung des medialen präoptischen Gebiets (MPOA) besonders drastisch auf die Sexualaktivität aus; die Anzahl der Intramissionen geht zurück, Inkomplette Kopulationen werden häufiger, und die Ejakulationen sind stark reduziert oder fehlen ganz. Dieser Befund wird durch andere Autoren bestätigt (LISK 1968, GIANONIO et al. 1970, LARSSON/HEIMER 1964). Alle Elemente männlichen Paarungsverhaltens sind durch beidseitige Zerstörung der MPOA beeinträchtigt oder fallen ganz aus. LOTT (1966) hat dagegen von unverändertem Paarungsverhalten bei verlängerter Kopulations-Latenz berichtet.

Eine Veränderung nur des präkopulatorischen Gebarens bei Läsion der Tiere in der MPOA ist von HENDRICKS und SCHEETZ (1973) beschrieben; die

Männchen legen den Weibchen die Vorderpfoten auf und beschnupern sie intensiv.

In jeglichen Komponenten gestörtes Paarungsverhalten nach MPOA-Verletzung läßt sich jedoch durch Hormonimplantation wiederherstellen (LSK 1968).

Die Läsionsgröße kann man bei Ratten in quantitative Beziehung zum Ausmaß der Verhaltensstörung setzen; kleine Eingriffe wirken sich auf die Sexualaktivität nur temporär aus, während ausgedehnte Läsionen permanente Beeinträchtigung zur Folge haben (HEIMER/LARSSON 1967).

Ein Teil der für die Sexualaktivität verantwortlichen Impulse wird über den olfactorischen Faseranteil geleitet, der auf der Höhe der Area praeroptica in das Mediale Vorderhirnbündel übergeht. Diese Feststellung wird durch die elektrophysiologische Tatsache erhärtet, daß die Neuronen der Area praeroptica auf Schocks der Bulbi olfactorii mit typischen sexuellen Verhaltensäußerungen reagieren, die auch auf Geruchsreize hin bei den Testratten beobachtet werden (PFAFF/GREGORY 1971). Als Folge davon erlischt das Sexualverhalten von Rattenmännchen, wenn im bilateralen Eingriff die Fasern an der POA getroffen werden, die dem Medialen Vorderhirnbündel zugehören (HENDRICKS/SCHETZ 1973). Auf das Mediale Vorderhirnbündel wird unten eingegangen (4.6).

#### 4.5.2.2 Beobachtungen an weiblichen Tieren

Experimente mittels elektrischer Stimulation:

Bei Saimiri-Affen sind nach medial-präoptischer Stimulation Clitoris-Schwelung und Vokalisation beobachtet worden (MAURUS et al. 1965), wobei die Reizstelle einer der für Penis-Erektion positiven Lokalisationen (MACLEAN/PLOOG 1962) analog ist.

Katzen zeigen die Symptome Fellreinigung und Schmelcheln, wenn sie im präoptischen Hypothalamus gereizt werden (HESS/MEYER 1956, MEYER/HESS 1957).

Lädierende Eingriffe bei weiblichen Tieren:

DEMPSEY und RIOCH (1939) haben durch Gewebzerstörung der POA bei Meerschweinchen jegliches Paarungsverhalten eliminieren können. Auch Ratten zeigen nach entsprechender Läsion keine Lordosis mehr, wenn sie von Männchen bestiegen werden (HILLARP et al. 1954).

Dem stehen Berichte gegenüber, nach welchen postoperativ gesteigertes Paarungsverhalten von Ratten beobachtet wird (LAW/MEAGHER 1958, DÖRNER et al. 1969).

Bei Ratten manifestiert sich Hypersexualität jedoch nur nach eng begrenzter Gewebzerstörung und der MPOA (DÖRNER et al.). Ausgedehntere bilaterale Läsionen bringen keine Veränderung weiblichen Verhaltens mit sich, während die bei diesen Weibchen durch Testosteron induzierten männlichen Elemente eliminiert werden.

Zu ähnlichem Ergebnis haben die Untersuchungen von SINGER (1968) geführt; homotypisches Verhalten von Rattenweibchen ist trotz bilateraler präoptischer Läsion unbeeinträchtigt, während hormoninduziertes Mounting und Thrusting stark reduziert wird. Männliches, nicht aber weibliches Sexualverhalten ist demnach von der Integrität der POA abhängig. Es scheint daher gerechtfertigt, im medialen präoptischen Hypothalamus ein "Zentrum für männliche Erotisierung" (MÜLLER et al. 1974) zu postulieren.

Die Tabellen 6 und 6a stellen zusammenfassend die Versuchsergebnisse der genannten Autoren zusammen.

Tabelle 6 Zusammenfassung der Studien über die Area praepoptica bei männlichen Tieren

| Autor/Jahr             | Species | Lokalisation | Methode    | Veränderung                                     |
|------------------------|---------|--------------|------------|-------------------------------------------------|
| Hillarp et al. 1954    | Ratte   | POA bilat.   | Läsion     | M+; Thr.+; intensives Kop.verh.                 |
| Lott 1966              | "       | "            | "          | Kop.verh. ♂; Kop.lat.+                          |
| Soulairac 1963         | "       | MPOA bilat.  | "          | IF-; inkompl.Kop.+; EF-                         |
|                        |         | unilat.      | "          | Kop.verh. ♂                                     |
| Larsson/Heimer 1964    | "       | bilat.       | "          | Kop.verh. - oder ♂                              |
|                        |         | LPOA         | "          | Kop.verh. ♂                                     |
| Heimer/Larsson 1967    | "       | POA          | "          | M-; I-; E-temporär                              |
|                        |         | MPOA unilat. | groß       | M ♂; I /; E /; permanent                        |
| Lisk 1968              | "       | bilat.       | klein      | Kop.verh. ♂                                     |
| Giantonio et al. 1970  | "       | MPOA         | "          | Kop.verh. -- oder /.                            |
|                        |         | LPOA         | "          | Kop.verh. -- oder /.                            |
| Hendricks/Scheetz 1973 | "       | MPOA bilat.  | "          | EL+; EF-; PEI ♂                                 |
|                        |         | unilat.      | "          | unspezifische Veränderung, motor. Verh. gestört |
| Dörner et al. 1969     | "       | MPOA bilat.  | "          | gelegentlich unspezif. Veränderung              |
| Robinson/Mishkin 1966  | Affe    | POA          | Östrog.    | ♂ Kop.verh. -, ♀ Kop.verh. ♂                    |
| Dis/Larsson 1970       | Ratte   | MPOA         | Simulation | PE+; E+                                         |
| Malsbury 1971          | "       | MPOA         | "          | MF+; IL-; IF präejak.-; EF+; EL-; PEI--         |
| Poll/Dis 1971          | "       | MPOA         | "          | MF-; IF präejak.-; E-Serie +                    |
|                        |         |              | s.stim.    | M+; I+; E+                                      |

## Legende:

E = Ejakulation; EF = Ejakulations-Frequenz; EL = Ejakulations-Latenz; E-Serie = Ejakulations-Serie;  
 I = Intramission; IF = Intramissions-Frequenz; inkompl.Kop. = inkomplette Kopulationen; Kop.lat. =  
 Kopulations-Latenz; Kop.verh. = Kopulationsverhalten; LPOA = laterale area praepoptica; M = Mounting;  
 MF = Mounting-Frequenz; MPOA = mediale Area praepoptica; Östrog. = Östrogengabe; PE = Penis-Erektion;  
 PEI = postejakulatorisches Intervall; POA = Area praepoptica; präejak. = präejakulatorisch; s.stim. = Selbst-  
 Simulation; Thr. = Thrusting; unilat. = unilateral.

+ = zunehmend; - = abnehmend; ♂ = unverändert; / = fehlend; ++ = stark zunehmend; -- = stark abnehmend.

| Autor/Jahr          | Species         | Lokalisation         | Methode   | Veränderung                         |
|---------------------|-----------------|----------------------|-----------|-------------------------------------|
| Hess/Meyer 1956     | Katze           | POA                  | el. Stim. | Fellreinigung +                     |
| Meyer/Hess 1957     | "               | POA                  | "         | Schmeicheln +                       |
| Maurus et al. 1965  | Affe            | MPOA                 | "         | CE +; Vok. +                        |
| Dempsey/Rioch 1939  | Meerschweinchen | POA                  | Läsion    | Kop.verh. %                         |
| Hillarp et al. 1954 | Ratte           | POA                  | "         | Lord. ♂, ♂ Verh. +                  |
| Singer 1968         | "               | POA                  | "         | Lord. ♂, M-, l-. (♂ Verh. -)        |
| Law/Meagher 1958    | "               | POA                  | "         | Kop.verh. ++                        |
| Dörner et al. 1969  | "               | MPOA bilat.<br>klein | "         | Kop.verh. ♂, ♂ Verh. -<br>♀ Hyposex |

Legende: bilat. = bilateral; CE = Clitoris-Erektion; el. Stim. = elektrische Stimulation; Hyposex = hyposexuelles Verhalten; l = Intramission; Kop.verh. = Kopulationsverhalten; Lord. = Lordosis; M = Mounting; MPOA = mediale Area praoptica; POA = Area praoptica; Vok. = Vokalisation.

+ = Zunahme; - = Abnahme; ♂ = unverändert; % = fehlt; ++ = starke Zunahme.

### 4.5.3 Untersuchungen am medialen und lateralen Hypothalamus

#### 4.5.3.1 Medialer Hypothalamus

- Untersuchungen bei männlichen und weiblichen Tieren -

Nach Zerstörung der *Eminentia mediana* hat SPATZ (1953) im Hinblick auf die neuroendokrine Rolle des Hypothalamus nur ausbleibende Sexualreifung bei Meerschweinchen beschrieben; es gibt aber auch Berichte von eingeschränkter und schließlich fehlender Sexualaktivität, wenn man Hirne von Rattenmännchen in diesem Gebiet elektrolytisch lädiert (SOULAIRAC 1963). Ist nur die Hälfte des Gewebes der *Eminentia mediana* nicht intakt, so bleibt trotzdem das hormoninduzierte Mounting weiblicher Meerschweinchen bei 75 % der getesteten Tiere aus (GOY/PHOENIX 1960). Die Manifestation der Lordosis dagegen wird prozentual weniger beeinträchtigt, ihre Dauer jedoch ist stark verkürzt.

Katzen verhalten sich nach mittlerer hypothalamischer Läsion bei nachfolgendem Anöstrus abweisend gegenüber paarungswilligen Männchen, nachdem die Nuclei ventromediales zerstört worden sind (SAWYER/ROBISON 1956). Ebenso ist männliches Paarungsverhalten nach Eingriffen an den mittleren hypothalamischen Kernen gestört: Läsion des Nucleus ventromedialis eliminiert die Kopulationsaktivität ganz (KENNEDY/MITRA 1962); geringere Verhaltenseinbußen erfahren Tiere, deren dorsale Nuclei arcuati nicht intakt sind (LSK 1966, 1966 b). Ihre Kopulations-Frequenz nimmt aber noch deutlich ab.

DÖRNER et al. (1969) haben bei Ratten eine geschlechtsspezifisch unterschiedliche Rolle der mittleren hypothalamischen Kerne (Nuclei ventromedialis und arcuatus) postuliert; nach ihren Beobachtungen erfährt nach Läsion nur das Lordosis-Verhalten eine Beeinträchtigung, während bei Männchen die Mounting-Frequenz zunimmt.

In Analogie zu der geschlechtsabhängigen Rolle des Medialen Vorderhirnbündels (vgl. 4.5.5) und der Area preoptica findet sich auch im mittleren Hypothalamus ein System, das hormonabhängig inhibierend wirkt, hier aber nur männliches Verhalten hemmend beeinflusst.

#### 4.5.3.2 Lateraler Hypothalamus

- Untersuchungen bei männlichen und weiblichen Tieren -

JÜRGENS et al. (1967) ist es gelungen, bei *Salmir sciureus* nach lateraler hypothalamischer Stimulation Vokalisation und Clitoris-Erektion sowie Penis-Erektion zu evozieren. COX und VALENSTEIN (1969) haben nur Freßverhalten beobachtet. Andererseits läßt sich neben Nahrungsaufnahme durch elektrische Schocks eine Intensivierung auch sexueller Verhaltenskomponenten herbeiführen (STEPHAN et al. 1971). Es wird hier von einer Zunahme der Mounting-Frequenz, von verkürzten Inter-Intramissions-Intervallen und postejakulatorischen Intervallen sowie von der Abnahme der Intramissions-Frequenz berichtet.

Stimulation derselben Hirnareale beeinflußt so verschiedene Verhaltensmuster. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß poststimulatorische Inhibition den Reiz-erfolg als gesteigertes Verhalten erscheinen läßt (STEPHAN et al.).

Ledierende Eingriffe im lateralen hypothalamischen Gebiet sind vor allem auf das Mediale Vorderhirnbündel gerichtet; hierauf wird unten eingegangen (4.6).

Tabelle 7 faßt die erwähnten Arbeiten, die den mittleren und lateralen Hypothalamus betreffen, schematisch zusammen.

**Tabelle 7** Zusammenfassung der Untersuchungen am mittleren und lateralen Hypothalamus

| Autor/Jahr          | Species           | Lokalisation           | Methode  | Veränderung               |
|---------------------|-------------------|------------------------|----------|---------------------------|
| Spatz 1953          | Meerschweinchen   | Em. med.               | Lbs.     | Genitalatrophie           |
| Soulairac 1963      | ♂ Ratte           | MH                     | "        | Kop.verh. -- bis %.       |
| Goy/Phoenix 1960    | ♀ Meerschweinchen | 50 % Em. med.          | "        | M %., Lord. --.           |
| Sawyer/Robison 1956 | ♀ Katze           | Ncl.ventromed.         | "        | Anoestrus, Kop.verh. %.   |
| Kennedy/Mitra 1962  | ♂ Ratte           | "                      | "        | Kop.verh. %.              |
| Lisk 1966, 1966b    | ♂ "               | Ncl.arc. (dors.)       | "        | Kop.verh. --              |
| Dürmer et al. 1969  | ♀ "               | Ncl.arc. u. ventromed. | "        | ♀ Kop.verh. --            |
|                     | ♂ "               | "                      | "        | ♂ Kop.verh. +             |
| Jürgens et al. 1967 | ♂ Affe            | LH                     | el.Stim. | PE +                      |
|                     | ♀ "               | "                      | "        | CE +                      |
| Stephan et al. 1971 | ♂ Ratte           | "                      | "        | MF +, IF -, III -, PEI -. |

**Legende:** arc. = arcuatus; CE = Clitoris-Erektion; dors. = dorsal; el.Stim. = elektrische Stimulation; Em.med. = Eminentia mediana; IF = Intramissions-Frequenz; III = Inter-Intramissions-Intervall; Kop.verh. = Kopulationsverhalten; Lbs. = Läsion; LH = lateraler Hypothalamus; Lord. = Lordosis; M = Mounting; MF = Mounting-Frequenz; MH = medialer Hypothalamus; Ncl.ventromed. = Nucleus ventromedialis; PE = Penis-Erektion; PEI = postejakulatorisches Intervall

+ = zunehmend; - = abnehmend; ♂ = unverändert; % = fehlend;  
++ = stark zunehmend; -- = stark abnehmend.

#### 4.5.4 Studien am hinteren Hypothalamus

##### 4.5.4.1 Untersuchungen an männlichen Tieren

###### - Lädierende Versuche -

SPATZ et al. (1942) haben schon ein "diencephales Geschlechtszentrum im Tuber cinereum" postuliert, das in "seiner Leistung nicht durch andere ersetzt werden kann" (Zit.). Bei männlichen wie bei weiblichen Kaninchen hatte sich eine einschneidende Wirkung der Operation nicht nur auf die Geschlechtsreife, sondern auch auf das Kopulationsverhalten gezeigt. Die Tiere mit beidseitig koagulierten Tubera cinerea hatten keine Begattungsversuche unternommen und Anzeichen verminderter Libido gezeigt (SPATZ et al. 1942, BUSTAMENTE 1943).

Auch bei Ratten reduziert tuberale Läsion das Paarungsverhalten; während SPATZ et al. an Kaninchen mit nicht intakten Corpora mamillaria keinen Effekt festgestellt haben, berichtet GOLDSTEIN (1957) von abnehmender Kopulationsneigung bei tuberaler und prämamillärer Gewebszerstörung an Ratten. Schneller als nach Eingriffen am vorderen Hypothalamus verschwindet das Paarungsverhalten bei Ratten, deren mediale und laterale Kerne der Mamillarkörper mit Teilen des Fornix zerstört werden (SOULAIRAC 1956, SOULAIRAC/SOULAIRAC 1963). In die Operation sind jedoch Faseranteile des Medialen Vorderhirnbündels einbezogen worden. Nach dem Eingriff verhalten sich die Ratten hyperaktiv und aggressiv gegenüber den Weibchen. Wahrscheinlich ist die Zerstörung der Fasern mit hinterem hypothalamischem Gewebe für die Verhaltensänderung ursächlich.

Läsion der Region hinter den und oberhalb der Corpora mamillaria beeinflusst nach Ansicht von GIANONIO et al. (1970) das Paarungsverhalten von Ratten nicht, während bei der Hälfte im dorsalen hinteren Hypothalamus verletzter Tiere ein Rückgang festgestellt worden ist (LISK 1966 b). Derselbe Autor berichtet, daß die Gesamtanzahl der Kopulationstage, berechnet nach der Anzahl vaginaler Kopulationspfropfen, sogar zunimmt, wenn die Mamillarkörper medial oder lateral verletzt werden, wobei sich kleine Läsionen nicht auf das Verhalten auswirken (LISK 1966).

In diesem Sinn haben HEIMER und LARSSON (1964) berichtet, daß sich bei Ratten eine drastische Intensivierung des Paarungsverhaltens zeigt, nachdem das Übergangsgebiet vom Zwischenhirn zum Mesencephalon elektrolytisch zerstört ist. Dabei haben sich als Ergebnis häufige Spontanerektionen, die Zunahme der Frequenzen von Mounting und Intromissionen sowie eine Verkürzung der Latenzen bis zur ersten Intromission bzw. Ejakulation ergeben; außerdem nimmt die Dauer des Inter-Intromissions-Intervalls stark ab.

#### - Stimulierende Versuche an männlichen Tieren -

Nach chronischer Implantation von Elektroden im Gebiet zwischen kaudalem Diencephalon und Mittelhirn lassen sich durch Stromstöße bei männlichen *Macaca-Rhesus*-Affen Samenemissionen herbeiführen (MACLEAN et al. 1961). Positive Loci für Ejakulation sind u.a. das Gebiet zwischen Thalamus und hinterem Hypothalamus.

Für Penis-Erektion sind zahlreiche Repräsentationsstellen an den Projektionen des limbischen Systems beschrieben (MACLEAN/PLOOG 1962); von ihnen sei hier nur als einer der drei Hauptschnitte für positive Reizerfolge das Corpus mamilare mit seinem hinteren Pol, nicht aber dem kaudal sich anschließenden Gebiet, und der Tractus mamillo-thalamicus erwähnt (PLOOG 1964).

Samenabgabe ohne Penis-Erektion, also keine echte Ejakulation vergleichbar der in copula, ist von CAGGIULA (1970) nach elektrischer Selbst-Reizung im hinteren Hypothalamus beschrieben. Normale präkognitive Verhaltens Elemente wie Orientierung zum Weibchen und verstärktes lokomotorisches Verhalten lassen sich aber durch hintere hypothalamische Stimulation ebenso evozieren wie Mounting, Intromission und Ejakulation.

Die Stromstöße sollen Erregung und Kopulation fördern und damit die Ejakulations-Latenzen und die Intromissions-Frequenzen vermindern (CAGGIULA/SZECHTMAN 1972); die Mounting-Frequenz vor der Ejakulation und das Inter-Intromissions-Intervall sind jedoch nicht bei allen Tieren reduziert.

Von anderen Autoren wird berichtet, daß bei gleicher Lokalisation der Elektroden die Mounting-Frequenz pro Intromission zunimmt, die Intromissionen vor der Ejakulation unwesentlich reduziert sind und auch das Inter-Intromissions-Intervall sowie das postejakulatorische Intervall abnehmen (STEPHAN et al. 1971). Da das Sexualverhalten mit dem Absetzen der Stimulation erlischt, wird eine poststimulatorisch depressorische Wirkung angenommen.

Durch elektrische Reizung würde somit ein inhibitorischer Faktor beseitigt, wie er auch für vordere und mittlere hypothalamische Verhaltenssteuerung angenommen worden ist (VAUGHAN/FISHER 1962, DÖRNER et al. 1969).

Ein poststimulatorisch depressorischer Effekt ist auch für andere Reaktionen auf hypothalamische Reizung, Fraß- und Trinkverhalten, beschrieben (COX/VALENSTEIN 1969). Dieser gemeinsame Mechanismus unterstreicht die enge Verwandtschaft hypothalamischer Gebiete und die Komplexität seiner Funktionen.

Fraß- und Trinkverhalten - vor allem im lateralen Hypothalamus repräsentiert - läßt sich jedoch nach längerer Stimulation mit denselben Elektroden auch im hinteren Anteil beobachten (CAGGIULA 1970). Auch STEPHAN et al. (1971) haben durch Stimulation derselben Areale verschiedene Verhaltensmuster beeinflusst (Fressen und Sexualität). COX und VALENSTEIN (1969) haben die Elektroden entlang einem ausgedehnten Gebiet im lateralen und hinteren Hypothalamus eingesetzt und bei den Ratten nur Auswirkungen auf das Fraßverhalten beobachtet. Symptome wie Angst, Urination und kardiale Veränderungen haben auch die sexuellen Äußerungen begleitet, die MACLEAN und PLOOG (1962) durch Stimulation limbischer Strukturen evoziert haben. Man kann also davon ausgehen, daß sich im hinteren Hypothalamus neben Neuronen für Sexualverhalten auch spezifische Zellen für andere Verhaltensmuster befinden.

#### 4.5.4.2 Untersuchungen am hinteren Hypothalamus bei weiblichen Tieren

##### - Lädierende Eingriffe -

DEMPSEY und RIOCH haben 1939 nach ihrem Versuch an Meerschweinchen und Katzen ein Paarungszentrum in der Mamillargegend postuliert; bei Tieren beider Gattungen war der Hirnstamm durchtrennt worden. Hatte man den Schnitt rostral der Corpora mamillaria gelegt, so hatten die Tiere nach Stimulation der Lumbal- und Perinealregion typische Brunstreflexe gezeigt; war jedoch der hintere Hypothalamus durch einen Schnitt kaudal der Corpora mamillaria abgetrennt worden, fehlten sexuelle Reaktionen. Auch BARD (1940) macht die Mamillarregion verantwortlich für die Integration des Sexualverhaltens weiblicher Katzen, womit er den Auffassungen von FISHER et al. (1938) und BROOKHART et al. (1941) entgegentritt (vgl. 4.5.1.2).

Von SPATZ et al. (1942) und SPATZ (1953) ist nach tuberaler Läsion von Kaninchen und Meerschweinchen verzögerte Geschlechtsreifung und sexuelle Passivität beschrieben; BUSTAMENTE (1943) hat nach umschriebener Ausschaltung des Tuber cinereum bei Kaninchen zudem eine Hemmung der "Sexualfunktion" (Zit.) beobachtet (es wird angenommen, daß hiermit das typische sexuelle Verhaltensmuster gemeint ist). Auffällig ist der Hinweis auf die nachlassende "Libido" der Tiere.

Katzen zeigen unverändertes Kopulationsverhalten, wenn das tuberale Gewebe hinter dem Infundibulum zerstört wird (RANSON 1934). Dagegen kopulieren Kaninchen bei permanentem Anoestrus nicht nach Läsion der hinteren Tuberalregion (SAWYER 1959).

Andererseits beeinflussen zerstörte Corpora mamillaria nach Auffassung von SPATZ et al. (1942) das Paarungsverhalten von Kaninchen nicht. Ihre "Sexualfunktionen" bleiben trotz Libidoverlust erhalten (BUSTAMENTE 1943). Nach abweichenden Berichten verändert die Läsion des prämamillären Gebiets wie auch der Corpora mamillaria selbst bei Kaninchen normales Kopulationsverhalten; die

Tiere verweigern die Paarung und zeigen keine Oestruszeichen, ovulieren jedoch normal (SAWYER 1956, SAWYER/ROBISON 1956, SAWYER 1959).

BEACH (1947) zitiert, daß Katzen nach Läsion des kaudalen Hypothalamus normal kopulieren und auch die Corpora mamillaria selbst keinen Einfluß auf den Paarungsablauf haben (Ref. 24 und 117). Die Kopulation von Meerschweinchen ist dagegen durch Läsion im hinteren Mamillargebiet eliminiert worden, nach vorderer Läsion jedoch unbeeinträchtigt geblieben (Ref. 94).

Auch GOY und PHOENIX (1963) haben bei Meerschweinchen das prämamilläre Gebiet mit den Corpora mamillaria lüdiert und postoperativ keine abnormalen Verhaltensweisen festgestellt. Für Ratten wird sogar von zunehmender Paarungsnelgung mit höherer Gesamtzahl der Kopulationen berichtet (LAW/MEAGHER 1958).

Die Tabellen 8 und 8a fassen die Versuchsergebnisse der zitierten Autoren zusammen.

Tabelle 8 Zusammenfassung der den hinteren Hypothalamus betreffenden Arbeiten an männlichen Tieren

| Autor/Jahr                | Species       | Lokalisation                        | Methode     | Veränderung                                   |
|---------------------------|---------------|-------------------------------------|-------------|-----------------------------------------------|
| Spatz et al. 1942         | Kaninchen     | Tub. cin.                           | Koagulation | Kop.verh. %; Libido --                        |
| Bustamante 1943           | "             | Corp. mam.                          | Lesion      | Libido --                                     |
| Goldstein 1957            | Ratte         | " prämam. Reg.                      | "           | Kop.verh. =                                   |
| Soulairac 1956            | "             | Corp. mam. + Ncl. med.              | "           | Kop.verh. %.                                  |
| Soulairac/Soulairac 1963) |               | u. lat., Fornix                     |             |                                               |
| Giantonio et al. 1970     | "             | Corp. mam. (lat., post., supramam.) | "           | Kop.verh. $\beta$ ; EL $\beta$ ; EF $\beta$ ; |
| Lisk 1966                 | "             | Corp. mam. (med. od. lat.)          | " klein     | PEI $\beta$                                   |
|                           | "             | "                                   | " groß      | Kop.verh. $\beta$                             |
| Lisk 1966 b               | "             | PH dors.                            | "           | Kop.verh. +                                   |
| Heimer/Larsson 1964       | "             | PH Grenze zum Mesenc.               | "           | Kop.verh. = in 50 % d. Fälle                  |
| Maclean et al. 1961       | Macaca Rhesus | zw. kaud. Dienc. u. Mesenc.         | el. Stim.   | MF +; IF +; IL -; EL -;                       |
| Maclean/Ploog 1962)       | "             | Corp. mam.                          | "           | PEI -; III -; Spontanreaktionen               |
| Ploog 1964)               |               |                                     |             | E +                                           |
| Caggiula 1970             | Ratte         | PH                                  | "           | PE +                                          |
| Caggiula/Szechtman 1972   | "             | PH                                  | "           | M +; I +; E +; motor. Akt. +                  |
| Stephan et al. 1971       | "             | PH                                  | "           | EL -; IF -; MF u. III var.                    |
|                           |               |                                     |             | MF +; IF -; III -; PEI -.                     |

Legende:

Corp. mam = Corpus mamillare; Dienc. = Diencephalon; dors. = dorsal; E = Ejakulation; EF = Ejakulations-Frequenz; EL = Ejakulations-Latenz; el. Stim. = elektrische Stimulation; IF = Intramissions-Frequenz; III = Inter-Intramissions-Intervall; IL = Intramissions-Latenz; kaud. = kaudal; Kop.verh. = Kopulationsverhalten; lat. = lateral (is); M = Mounting; med. = medialis; Mesenc. = Mesencephalon; MF = Mounting-Frequenz; motor. Akt. = motorische Aktivität; Ncl. = Nucleus; PE = Penis-Erektion; PEI = postejakulatorisches Intervall; PH = hinterer Hypothalamus; post. = posterior, hintere (r, s); prämam. Reg. = prämamilläre Region; supramam. = supramamillär; Tub. cin. = Tuber cinereum; var. = variabel.

+ = zunehmend; - = abnehmend;  $\beta$  = unverändert; % = fehlt;

++ = stark zunehmend; -- = stark abnehmend.

| Autor/Jahr                        | Species            | Lokalisation                                              | Methode     | Veränderung                                              |
|-----------------------------------|--------------------|-----------------------------------------------------------|-------------|----------------------------------------------------------|
| Spatz et al. 1942                 | Kaninchen          | Tub. cin.                                                 | Koagulation | Kop. verh. %; sex. passiv                                |
| Bustamante 1943                   | "                  | "                                                         | "           | Sexualfunktion -; Libido -                               |
| Ranson 1934                       | Katze              | " hinter Infund.                                          | Läsion      | Kop. verh. $\beta$                                       |
| Sawyer 1959                       | Kaninchen          | " post.                                                   | "           | Kop. verh. %; Anoestrus                                  |
| Dempsey/Rioch 1939                | Meerschw.          | Corp. mam. (kaud.)<br>(rostr.)                            | Abtragen    | Brustreflexe %<br>" $\beta$                              |
| Spatz et al. 1942                 | Kaninchen          | "                                                         | Koagulation | Kop. verh. $\beta$                                       |
| Bustamante 1943                   | "                  | "                                                         | "           | Sexualfunktion $\beta$ ; Libido -                        |
| Beach 1947 (Ref. 24)<br>(Ref. 94) | Katze<br>Meerschw. | PH, Corp. mam.<br>Corp. mam. (post.)<br>Corp. mam. (ant.) | Läsion      | Kop. verh. $\beta$<br>Kop. verh. %<br>Kop. verh. $\beta$ |
| Goy/Phoenix 1963                  | "                  | " prämam. Reg.                                            | "           | Kop. verh. $\beta$                                       |
| Sawyer 1956                       | "                  | "                                                         | "           | "                                                        |
| Sawyer/Robison 1956               | Kaninchen          | Corp. mam., prämam. Reg.                                  | "           | Kop. verh. %; Anoestrus;<br>Peanutswiegenderung          |
| Sawyer 1959                       | "                  | "                                                         | "           | KF +                                                     |
| Law/Meagher 1958                  | Ratte              | Corp. mam., prämam. Reg.                                  | "           | "                                                        |

## Legende:

ant. = anterior (e, r, s); Corp. mam. = Corpus mamillare; Infund. = Infundibulum; kaud. = kaudal (e, r, s)  
 KF = Kopulations-Frequenz; Kop. verh. = Kopulationsverhalten; Meerschw. = Meerschweinchen; PH =  
 hinterer Hypothalamus; post. = posterior (e, r, s); prämam. Reg. = prämamilläre Region; rostr. = rostral (e, r, s);  
 sex. = sexuell; Tub. cin. = Tuber cinereum.

+ = zunehmend; - = abnehmend;  $\beta$  = unverändert; % = fehlend.

++ = stark zunehmend; -- = stark abnehmend.

Bei der Besprechung der einzelnen limbischen Strukturen ist bereits angedeutet worden, daß die Affektion dort vorbeiführender Fasern des Medialen Vorderhirnbündels sich auf das Paarungsverhalten drastisch auswirkt.

Dem anatomischen Verlauf entsprechend läßt sich durch Eingriffe in spezifischen Abschnitten des Bündels Aufschluß über seine Funktion gewinnen.

Selbst-Stimulations-Versuche, von OLDS und MILNER (1954) eingeführt, haben zuerst ein Licht auf die Bedeutung des Medialen Vorderhirnbündels für Motivation und Triebmechanismen geworfen. Aus Studien an Kaninchen und Ratten (GUIL-LERY 1957 und ZYO et al. 1963) hat man weiterhin erkannt, daß es ein wichtiges, bidirektional funktionierendes Bindeglied zwischen dem limbischen Vorderhirn und dem Mesencephalon darstellt.

#### 4.6 Studien am Medialen Vorderhirnbündel (MFB)

##### 4.6.1 Untersuchungen an männlichen Tieren

##### - Lädierende Eingriffe -

Wie oben erwähnt, haben MACLEAN und PLOOG (1962) Penis-Erektion nach Stimulation des MFB beobachtet; um den Zusammenhang mit dem Bündel zu prüfen, haben sie seine Fasern oberhalb des Tractus opticus koagulliert, worauf die Erektion verschwand.

Gezielte Ausschaltungen des MFB im medialen präoptischen Gebiet erlauben Rückschlüsse auf den anatomischen Verlauf und die funktionelle Bedeutung; elektrolytische Läsion vor der medialen Area praeoptica beeinträchtigt das Kopulationsverhalten nicht, während die Fasern in diesem Gebiet selbst und kaudal davon von wesentlichem Einfluß auf das motorische Sexualverhalten sind (HENDRICKS/SCHETZ 1973). Die Assoziationsbahn von der Area praeoptica

zu motorischen Kernen des Hirnstamms ist damit unterbrochen; auch unilaterale Ausschaltung dieser Fasern bewirkt die Elimination männlichen Paarungsverhaltens.

HITT et al. (1973) haben das MFB ebenfalls im kaudalen präoptischen Bereich lädiert und seine Beziehung zu olfaktorischen Fasern erhellt. Wie HENDRICKS und SCHEETZ haben sie nach dem Eingriff in der hinteren Area praeoptica kein Paarungsverhalten beobachtet; da auch Zerstörung des Bulbus olfactorius die Kopulations- und Ejakulations-Frequenz stark einschränkt, schließen sie auf olfaktorische Zuflüsse zum MFB auf der Höhe der medialen Area praeoptica. Liegt die Läsion dem Verlauf des Bündels entsprechend noch weiter kaudal im prämamillären Gebiet, ist der Paarungsmechanismus ebenfalls schwer gestört. Es wird von zuntächst beeinträchtigtem Paarungsbeginn berichtet.

Der völligen sexuellen Passivität nach Zerstörung im posterioren Bereich stehen als Resultat von Läsionen im mittleren Hypothalamus unbeeinträchtigtes Verhalten oder ein partielles Defizit gegenüber (CAGGIULA et al. 1973). Diesen Autoren zufolge haben auf das Paarungsverhalten nur die hinteren hypothalamischen Bündelanteile Einfluß, die sich ins Forelsche Feld erstrecken. Auch nach Zerstörung dorsaler Fasern des MFB im hinteren Hypothalamus kopulieren die Ratten nur teilweise nicht normal; selbst Beschädigung des Fornix zeigt keinen negativen Erfolg.

Paraformicales Gewebe wird hingegen als wesentlich für männliches Verhalten angesehen; vermehrte Häufigkeit inkompletter Kopulationen und ein Rückgang der Ejakulations-Frequenz nach seiner Zerstörung sind beobachtet worden (HITT et al. 1970). Hier ist der Kopulationsmechanismus im Gegensatz zum intakten Erregungsmechanismus gestört.

Dieser Beobachtung widersprechend haben CAGGIULA et al. (1973) und HITT et al. (1973) von einer Beeinträchtigung der normalen präkitalen Erregung berichtet, die sich in verlängerten Mounting- und Intromissions-Latenzen

(CAGGIULA et al.) und einem gestörten Paarungsbeginn (HITT et al.) äußert. Der Defekt besteht unabhängig vom Kopulationsmechanismus nach Läsion des MFB auf der Höhe der medialen Area praeseptica, der prämamillären Kerne, des mittleren, hinteren und lateralen (CAGGIULA et al. 1974) Hypothalamus.

Die Herabsetzung des postoperativen Erregungszustandes läßt sich durch Stimuli aufheben, die beim physiologischen Paarungsvorgang die Sexualaktivität fördern: die Präsentation brünstiger Weibchen, Manipulation der Männchen und elektrischer Schock können das motorische präkoitale Paarungsverhalten steigern, führen jedoch nicht zu einer vollständigen Kopulation (CAGGIULA et al. 1974).

Es gibt Hinweise, daß Paarungsdefizite nach MFB-Läsion auf das männliche Geschlecht beschränkt sind; testosteron-induziertes männliches Verhalten weiblicher Ratten läßt sich durch den Eingriff am paraformicolon MFB ausschalten, während weibliches Verhalten nicht beeinflußt wird (HITT et al. 1970).

#### - Stimulationversuche am Medialen Vorderhirnbündel bei männlichen Tieren -

Im Rahmen ihrer ausführlichen Lokalisationsstudien über Penis-Erektion bei Affen haben MACLEAN und PLOOG (1962) das MFB als positiven Reizort angegeben; bei Ratten lassen sich durch Stimulation ventraler Fasern des Bündels im hinteren Hypothalamus Samenemissionen evokieren; Erektion und das typische postejakulatorische genitale Grooming unterbleiben jedoch (HERBERG 1963).

Außer auf die motorischen Komponenten des männlichen Paarungsmusters wirft der Bericht von CAGGIULA und HOEBEL (1966) ein Licht auf die besondere Beeinflussung des präkoitalen Verhaltens der Rattenmännchen: hatten sie zu Beginn der Testserie noch ohne Stimulation normal kopuliert, so war nach einigen

Reizperioden nur noch durch den elektrischen Schock im hinteren hypothalamischen MFB das Verhalten auszulösen. Durch den Reizstrom wird also die Paarungsmotivation, i.e. der Erregungsmechanismus aktiviert.

Daneben werden jedoch auch die einzelnen Phasen des Paarungsablaufs durch die Stimulation im Sinn einer Intensivierung beeinflusst: neben einer Zunahme der Mounting-Frequenz (MALSBURY 1971, CAGGIULA/SZECHTMAN 1972, EIBERGEN/CAGGIULA 1972) vermindert sich die Latenzzeit bis zur Ejakulation (CAGGIULA/SZECHTMAN, EIBERGEN/CAGGIULA); dabei tritt die Ejakulation nach weniger Intromissionen ein als bei nicht stimulierten Testtieren (MALSBURY, CAGGIULA/SZECHTMAN). Es wird auch von einem Rückgang des postejakulatorischen Intervalls berichtet (CAGGIULA/SZECHTMAN, EIBERGEN/CAGGIULA).

MALSBURY findet eine Verlängerung der gesamten Ejakulations-Serie, wobei die Reizelektroden das MFB nicht wie bei den bisher genannten Autoren im hinteren Hypothalamus, sondern auf der Höhe der lateralen Area praеоptica lokalisiert sind. Im Vergleich hierzu bringt medial-präoptische Stimulation eine stärkere Veränderung der beschriebenen Parameter (Mounting-Frequenz, Intromissions-Frequenz und postejakulatorisches Intervall) mit sich.

Mesencephale Ausläufer des MFB im Tegmentum nehmen den gleichen Einfluß auf die Paarungselemente wie hintere hypothalamische Fasern (EIBERGEN/CAGGIULA).

Nach übereinstimmender Meinung wirkt sich die Aktivität des MFB in einer Steigerung der Frequenzen von Mounting und Intromissionen, nicht aber von Ejakulationen aus; außerdem sind Mounting- und Intromissions-Intervall (CAGGIULA/SZECHTMAN) gelegentlich vermindert.

#### 4.6.2 Untersuchungen am Medialen Vorderhirnbündel bei weiblichen Tieren

##### - Stimulations- und Läsionsversuche -

Nur wenige Untersucher haben sich mit der Bedeutung des MFB für weibliche Verhaltenssteuerung befaßt.

Einen funktionellen Parallelbefund zu den Ergebnissen von Stimulationsversuchen an männlichen Affen haben MAURUS et al. (1965) erhoben; der cerebralen Repräsentation der Penis-Erektion entspricht die der Clitorissschwelung: einer der positiven Reizpunkte bei ovariectomierten Saimiri-Affen ist das MFB.

Aus älteren Arbeiten (SAWYER/ROBISON 1956, RODGERS/LAW 1967) geht hervor, daß sowohl bei Katzen wie bei Ratten die Integrität des MFB und des medial anschließenden Gebietes Voraussetzung für normale Kopulationsvorgänge ist. Von SAWYER und ROBISON wird abweisendes Verhalten der Katzen bei permanentem Anoestrus beobachtet, und RODGERS und LAW haben den partiellen Verlust der Rezeptivität und abnehmende Lordosis-Frequenz beschrieben. Genauere Angaben über die Lokalisation der Läsionen liegen nicht vor.

HITT et al. (1973) und MODIANOS et al. (1973) haben keine Einbuße der weiblichen Paarungselemente nach MFB-Läsion paraformical und kaudal der Area preoptica gefunden; dagegen lassen sich testosteron-induzierte männliche Kopulationselemente durch Zerstörung des Bündels eliminieren, wobei das Lordosis-Verhalten keine Einbuße erfährt.

Diese Tatsache bietet in Analogie zu anderen Befunden, die den präoptischen Hypothalamus betreffen (SINGER 1968, DÖRNER et al. 1969), Anhalt für einen sexuellen Dimorphismus im Gehirn; offenbar besteht im MFB eine Hormonabhängigkeit für homotypisches männliches Verhalten.

In den Tabellen 9 und 9a sind die Ergebnisse der zitierten Arbeiten zusammengefaßt.

| Autor / Jahr           | Species | Lokalisation            | Methode     | Veränderung                           |
|------------------------|---------|-------------------------|-------------|---------------------------------------|
| Maclean / Ploog 1962   | Saimiri | MFB/AH                  | Koagulation | PE %                                  |
| Hendricks/Scheetz 1973 | Ratte   | vor POA<br>hinter POA   | Läsion<br>" | Kop. verh. $\beta$<br>Kop. verh. %    |
| Hitt et al. 1973       | "       | kaud. POA bis Tub. olf. | "           | Paarungsbeginn gestört; Kop. verh. %  |
| Caggiula et al. 1973   | "       | MH                      | "           | Kop. verh. $\beta$ oder -)            |
|                        | "       | MH bis PH               | "           | Kop. verh. $\beta$ ) AM %             |
|                        | "       | MH bis PH (Forel Feld)  | "           | Kop. verh. % )                        |
|                        | "       | MFB dorsal              | "           | Kop. verh. - )                        |
| Soulairac 1963         | "       | PH                      | "           | Kop. verh. %                          |
| Hitt et al. 1970       | "       | PH parafornical         | "           | EF -; inkompl. Kop. +                 |
| Caggiula et al. 1974   | "       | LH                      | "           | AM nach Stim. +; CM und AM %          |
| Maclean/Ploog 1962     | Saimiri | MFB                     | el. Stim.   | PE +                                  |
| Herberg 1963           | Ratte   | PH                      | "           | Samenenmission                        |
| Caggiula/Hoebel 1966   | "       | PH                      | "           | Kop. verh. +; AM +                    |
| Malsbury 1971          | "       | LPOA                    | "           | MF +; IF -; E-serie +                 |
| Caggiula/Szechman 1972 | "       | PH                      | "           | MF +; EL -; IF -; PEI -; III variabel |
| Elbergen/Caggiula 1972 | "       | PH, Tegmentum           | "           | MF +; EL -; PEI -                     |

**Legende:** AH = vorderer Hypothalamus; AM = Erregungsmechanismus; CM = Kopulationsmechanismus; EF = Ejakulationsfrequenz; EL = Ejakulations-Latenz; E-Serie = Ejakulations-Serie; el. Stim. = elektrische Stimulation; inkompl. Kop. = inkomplette Kopulation; kaud. = kaudal; Kop. verh. = Kopulationsverhalten; LH = lateraler Hypothalamus; LPOA = laterale Area praеоptica; MH = mittlerer Hypothalamus; MFB = mediales Vorderhirnbündel; PE = Penis-Erektion; PH = hinterer Hypothalamus; POA = Area praеоptica; Tub. olf. = Tuberculum olfactorium;

+ = zunehmend; - = abnehmend;  $\beta$  = unverändert; % = fehlend.

Tabelle 9a Zusammenfassung der Arbeiten über das Mediale Vorderhirnbündel bei weiblichen Tieren

| Autor/Jahr          | Species | Lokalisation | Methode   | Veränderung             |
|---------------------|---------|--------------|-----------|-------------------------|
| Maurus et al. 1965  | Affe    | MFB          | el. Stim. | CE +                    |
| Sawyer/Robison 1956 | Katze   | MFB          | Läsion    | Anoestrus               |
| Rodgers/Law 1967    | Ratte   | med. d. MFB  | "         | Lord. -; Rezeptivität - |
| Hitt et al. 1970    | "       | parafrontal  | "         | Lord. ♂                 |
|                     |         |              | " Test.   | Lord. ♂; ♂ Kop.verh. -. |
| Medanos et al. 1973 | "       | kaud. d. POA | "         | Lord. ♂                 |
|                     |         |              | " Test.   | Lord. ♂; ♂ Kop.verh. -. |

**Legende:** CE = Clitoris-Erektion; el. Stim. = elektrische Stimulation; kaud. = kaudal; Kop.verh. = Kopulationsverhalten; Lord. = Lordosis; med. = medial; MFB = mediales Vorderhirnbündel; POA = Area praoptica; Test. = Testosterongabe;  
 † = Zunahme; - = Abnahme; ♂ = unverändert; % = fehlend.

## 5. ZUSAMMENFASSUNG

Bei Affen, Kaninchen, Katzen, Meerschweinchen und Ratten beiden Geschlechts sind Ablations- und Stimulationsversuche unternommen worden um die Repräsentation sexueller Verhaltensweisen im Hirn zu bestimmen.

Im folgenden sind wesentliche Ergebnisse der zitierten Autoren zusammengefaßt.

### - Untersuchungen am Cortex (vgl. Kap. 4.1 und Tab. 1 und 1a) -

1. Abtragung des Temporallappens führt bei männlichen Affen und Katzen zu Hypersexualität (KLÜVER-BUCY-Syndrom). Bei weiblichen Tieren stehen sich widersprechende Aussagen gegenüber (sexuelle Zurückgezogenheit - vermehrte Paarungsbereitschaft).
2. Abtragung des Neocortex resultiert bei Ratten in verminderter sexueller Ansprechbarkeit oder unspezifischer Verhaltensänderung in Abhängigkeit von der Läsionsgröße. Bei Kaninchen ergibt sich keine Verhaltensänderung. Katzen sind von der Intaktheit des Neocortex am meisten abhängig; Mounting und Intromissionen werden besonders betroffen.
3. Bei weiblichen Tieren wird Decortication von weniger deutlichen Verhaltenseinbußen gefolgt; die Sexualreflexe bleiben erhalten, dagegen ist die aktive Orientierung zum Männchen gestört.

### - Untersuchungen der primären Riechstrukturen (vgl. Kap. 4.2 und Tab.2 und 2a) -

1. Bei männlichen wie weiblichen Kaninchen und Katzen ist die Verletzung der Bulbi olfactorii ohne Einfluß auf das Paarungsverhalten.
2. Bei männlichen Ratten werden das präkopulatorische Verhalten und die Kopulationsreflexe nach Zerstörung der Bulbi olfactorii und des Tuberculum olfactorium beeinträchtigt. Mounting-Frequenzen sind weniger von der Intaktheit der primären Riechstrukturen als von anderen Faktoren wie dem physiologischen Zustand des Weibchens abhängig.

3. Weibliche Ratten zeigen Lordosis-Verhalten nach Resektion der Bulbi olfactorii; Anosmie erweist sich als bahrender Faktor für weibliche Kopulationsreflexe.
- Untersuchungen des Septum-Zirkels (vgl. Kap. 4.3 und Tab.3 und 3a) -
1. An den von PLOOG (1964) beschriebenen Hauptabschnitten des Limbischen Systems mit der Hauptprojektion über den Hippocampus, den Fornix und das Septum führt elektrische Reizung bei weiblichen und männlichen Affen und Katzen zu Clitoris- bzw. Penis-Erektion.
2. Läsion des Hippocampus allein resultiert bei Ratten und Katzen in gestrigtem Mounting-Verhalten.
3. Läsion männlicher Katzen am Hippocampus und gleichzeitige Zerstörung des Gyrus cinguli und des Mandelkerns verursachen Hypersexualität.
4. Wird bei weiblichen Ratten nur das Septum ladiert, zeigen sie vermehrtes Lordosis-Verhalten, wenn weibliche Hormone substituiert werden.

Die inhibitorische Funktion des Septum für weibliches Sexualverhalten kann also durch Hormone und Zerstörung septalen Gewebes aufgehoben werden; bei Männchen ist die inhibitorische Funktion von exogenen Hormonen unabhängig.

Sie steht dem Sexualität fördernden Effekt von elektrischer Reizung gegenüber.

Eine scharfe Abgrenzung der Wirkungsweise der einzelnen Septum-Teile gegeneinander ist nicht möglich, da sie meist gemeinsam untersucht worden sind. Dies ist im Einklang mit der anatomischen Einheit des Septum-Zirkels, dessen Wirkungsweise nur als Schaltkreis nicht unabhängiger Neuronen zu verstehen ist.

- Untersuchungen des Corpus amygdaloideum (vgl. 4.4 und Tab. 4 und 4a) -  
Weibliche Tiere:

1. Bei Affen und Kaninchen wird keine signifikante Verhaltensänderung nach Ausschaltung des Mandelkerns deutlich.
2. Dagegen erscheint bei Rattenweibchen gesteigertes Paarungsverhalten (Lordosis und Vokalisation).
3. Über die Rolle des Mandelkerns bei Katzen bestehen uneinheitliche Ansichten; sie beinhalten das Spektrum von inhibierender über indifferente Funktion bis zu wesentlich bahnendem Einfluß auf das gesamte Sexualverhalten. Nach letzterer Anschauung kommt es bei amygdalektomierten Katzen zu Verhaltensausfällen, die durch Östrogengaben nicht zu kompensieren sind. Dagegen tritt nach Applikation männlicher Hormone Mounting auf.

Männliche Tiere:

1. Amygdalektomierte Affen, Katzen und Ratten zeigen hypersexuelles Verhalten; alle Kopulationsreflexe sowie präkoitales Verhalten sind nach Mandelkernentfernung gesteigert.
2. Über die Funktion der einzelnen Amygdala-Kerne bestehen nur teilweise übereinstimmende Meinungen.  
Bei Katzen erscheint auch nach Zerstörung des Nucleus basolateralis hypersexuelles Verhalten. Ratten kopulieren ohne intakte basolaterale und corticomediale Kerne häufiger, zeigen aber weniger Ejakulationen. Auf die Intromissions-Frequenz wirkt allein der Nucleus corticomeditalis hemmend ein; er verkürzt beim unverletzten Tier auch die Ejakulations-Latenz.

Aus diesen Ergebnissen geht hervor, daß die Amygdala eine geschlechtsspezifisch inhibitorische Rolle für männliches Sexualverhalten spielt. Homotypisches Verhalten weiblicher Tiere unterliegt dieser Steuerung nicht sicher.

- Untersuchungen des vorderen Hypothalamus (vgl. 4.5.1 und Tab.5 und 5a) -  
Männliche Tiere:

1. Elektrische Reizung des vorderen Hypothalamus resultiert bei Ratten in einer Steigerung der Frequenzen von Mounting, Intromissionen und Ejakulationen bei vermindertem postejakulatorischen Intervall.
2. Bei Ratten und Meerschweinchen hat die Zerstörung des Gebietes insgesamt und bilaterale Ausschaltung der vorderen hypothalamischen Kerne (Nuclei praeopticus, supraopticus, paraventricularis und suprachiasmaticus) eine drastische Einschränkung oder den Verlust des Paarungsverhaltens zur Folge, wobei alle Kopulationselemente betroffen sind.

Weibliche Tiere:

1. Auch weibliche Meerschweinchen, Katzen und Ratten verlieren nach Zerstörung des vorderen Hypothalamus die Fähigkeit zur Kopulation.

Die Intaktheit des vorderen Hypothalamus als Ganzem stellt sich somit als wesentliche Voraussetzung für den normalen Paarungsablauf dar; ein spezifisches umgrenztes Areal kann nicht als Sexualzentrum herausgehoben werden.

- Untersuchungen der Area praeoptica (vgl. 4.5.2 und Tab. 6 und 6a) -  
Männliche Tiere:

1. Bei Affen und Ratten ist elektrische Stimulation gefolgt von intensivem sexualtypischem Verhalten wie Fellreinigung, Mounting, Penis-Erektion und Ejakulationen. Die Latenzen bis zum Auftreten dieser Zeichen sind verkürzt, ebenso wie das postejakulatorische Intervall, wobei die Ejakulations-Serie verlängert ist.
2. Zerstörung besonders der medialen Area praeoptica resultiert bei allen untersuchten Tieren im Rückgang der Intromissions- und Ejakulations-Frequenzen oder dem Verlust aller Kopulationselemente.

Die Verhaltensdefekte sind bei Ratten der Ausdehnung der Läsion proportional; Hormonimplantationen können die Ausfälle jedoch rückgängig machen.

#### Weibliche Tiere:

1. Auch bei weiblichen Tieren erscheint nach elektrischer Stimulation Fellreinigung, Vokalisation und Clitoris-Erektion.
2. Nach älteren Berichten ist die Gewebläsion gefolgt von reduzierter Paarungshäufigkeit und dem Verlust des Lordosis-Verhaltens.

Neuerliche Untersuchungen an Ratten haben zum Ergebnis, daß in der medialen Area praeoptica ein inhibitorisches Zentrum für weibliches Sexualverhalten liegt, da umschriebene Läsion mit Hypersexualität beantwortet wird (HASSLER 1964, DÖRNER et al. 1969, POWERS/VALENSTEIN 1972).

Von diesen Ergebnissen ausgehend postulieren einige Autoren (MÜLLER et al. 1974) für die mediale Area praeoptica ein "Zentrum für männliche Erotisierung".

#### - Untersuchungen des medialen Hypothalamus (vgl. 4.5.3.1 und Tab.7) -

1. Männliche Meerschweinchen, bei denen die Eminencia mediana lädiert ist, bleiben in der sexuellen Reifung zurück. Bei ebenso behandelten Rattenmännchen ist die Geschlechtsaktivität bis zum völligen Verlust reduziert.
2. Zerstörung sowohl der Nuclei arcuati und ventromediales resultiert bei männlichen und weiblichen Ratten und Katzen im Verlust des Kopulationsverhaltens.
3. Entgegen den Meinungen von SPATZ (1953) und DÖRNER et al. (1969) lassen die zitierten Arbeiten nicht auf scharf trennbare Funktionsbereiche der mittleren hypothalamischen Kerne schließen, da ihre Zerstörung bei Männchen und Weibchen zum Verlust normaler Kopulationsaktivität führt.

Es ist jedoch denkbar, daß die Verhaltensausfälle nach Läsion beider Kerne durch Störung der gonadotropen Funktion der Hypophyse bei Läsion des Nucleus arcuatus und durch direkte Minderung des Sexualtriebs (MÜLLER et al. 1974) bei Zerstörung des Nucleus ventromedialis bedingt sind.

- Untersuchungen des lateralen Hypothalamus (vgl. 4.5.3.2 und Tab.7) -

Aus den Reizerfolgen am lateralen Hypothalamus ist zu schließen, daß hier neben dem Freßzentrum auch Neuronen lokalisiert sind, die einzelne Komponenten des Sexualverhaltens steuern (Vokalisation, Mounting, Penis- und Clitoris-Erektion).

Die Repräsentationsfelder verschiedener Verhaltensbereiche wie Fressen und Paarung gehen auch hier ineinander über und lassen keine scharfe Abgrenzung zu.

- Untersuchungen des hinteren Hypothalamus (vgl. 4.5.4 und Tab. 8 und 8a) -

1. Das von SPATZ (1942) bei Kaninchen identifizierte "diencephale Sexualzentrum" im Tuber cinereum steuert das Paarungsverhalten auch bei Katzen und Ratten. Elektrolytische Zerstörung dieses Gebietes resultiert in starken Verhaltenseinbußen.
2. Die Paarungsaktivität von Meerschweinchen ist unabhängig von der Intaktheit der Tubera cinerea und der Corpora mamillaria.
3. Über die Bedeutung der Mamillarkörper bei den übrigen untersuchten Tieren bestehen divergierende Ansichten.

Weibliche Kaninchen und Katzen kopulieren auch ohne Corpora mamillaria normal; prämamilläre Gewebläsion verhindert die Paarungsaktivität. Die

enge Nachbarschaft zum ventromedialen Kern des mittleren Hypothalamus könnte diesen Ausfall erklären, da seine Zerstörung ebenfalls Verhaltensdefekte auslöst.

3. Für Ratten sind nach Gewebeläsion im hinteren Hypothalamus sowohl Verhaltensausfälle als gesteigerte Sexualität beschrieben.

Nach neueren Berichten über Ratten scheint die Annahme eines inhibitorisch wirkenden Zentrums im Mamillargebiet oder am Übergang zum Mesencephalon gerechtfertigt. Läsion wie auch elektrische Stimulation führen zu einer Aufhebung der inhibitorischen Kontrolle aller Kopulationselemente ebenso wie anderer Verhaltensmuster, z. B. Fressen, Lecken, Angstreaktionen. Ihre hypothalamische Repräsentation ist der sexuellen Verhaltensweisen eng benachbart. Damit erklärt sich, daß im elektrischen Reizexperiment nicht-sexuelle Äußerungen das Paarungsverhalten begleiten.

- Untersuchungen des medialen Vorderhirnbündels (vgl. 4.6 und Tab.9 und 9a) -

1. Elektrische Stimulation des medialen Vorderhirnbündels im Gebiet des hinteren Hypothalamus führt bei Rattenmännchen zu präkotaler Aktivität, beeinflusst die Kopulationsreflexe aber auch im Sinn einer Steigerung.

Bei Affen erscheint Penis- bzw. Clitoris-Erektion während Ratten bei Reizung im Gebiet des hinteren Hypothalamus Samenemission ohne Erektion zeigen. Zerstörung dieser Vorderhirnbündel-Fasern führt jedoch zum Verlust des gesamten Kopulationsverhaltens.

2. Die Fasern auf der Höhe der Area praesoptica steuern außer Mounting-Verhalten und Intromission die Länge der Ejakulationsserie.
3. Dagegen nimmt der Faseranteil vor dem präoptischen und in einem Teil des medialen Hypothalamus keinen Einfluß auf das männliche Sexualverhalten. Das kaudal der Area praesoptica sich anschließende Gebiet und die bis zum

Tuberculum olfactorium verlaufenden Fasern wiederum bahnen Kopulationsreflexe und besonders das präkoitale Verhalten der Männchen.

4. Lordosis-Verhalten von Rattenweibchen tritt unabhängig von der Intaktheit des MFB in seinem ganzen Verlauf auf.

Da testosteronbehandelte weibliche Ratten nach Zerstörung von MFB-Fasern nur die männlichen Paarungselemente, nicht aber das Lordosis-Verhalten verlieren, ist auf einen sexuellen Dimorphismus zu schließen.

Männliches Verhalten kommt nur durch die koordinierte Wirkung von Testosteron im Intakten Gewebe zustande, während weibliches Sexualverhalten in diesem Gebiet überwiegend hormonell gesteuert ist. Eine ähnliche Forderung hat sich schon bei der Betrachtung der Area praeoptica gestellt.

Die Gegenüberstellung der Versuchsergebnisse, die sich mit dem Einfluß limbischer, corticaler und hypothalamischer Strukturen auf das Sexualverhalten befassen, macht aufmerksam auf einige Einschränkungen bezüglich der Vergleichbarkeit der Resultate.

1. Die erwähnten Arbeiten stammen aus einem Zeitraum, der ca. 30 Jahre umfaßt. Die Untersuchungsmethoden sind daher uneinheitlich; sie erlauben in der Gegenwart weitaus präzisere Lokalisation betroffener Hirnteile.
2. Die zur Bemessung des Sexualverhaltens herangezogenen Parameter sind unterschiedlich und werden in ihrer Aussagekraft nicht einheitlich bewertet. Die nicht gegebene verbindliche Definition des Begriffes "Hypersexualität" etwa erschwert den aussagekräftigen Vergleich des Verhaltens der Tiere.

3. Das Paarungsverhalten ist ein komplexes Geschehen, das von vielfältigen Einflüssen bestimmt wird. Dazu gehören z.B. die Umgebung der Tiere, ihr Alter, sexuelle Sättigung und vorangegangene Lernvorgänge und Konditionierung (LARSSON 1956 und 1963, MICHAEL 1966).

Diese Faktoren sind in den meisten Arbeiten unberücksichtigt, obwohl sie die Bewertung der Verhaltensänderung nach mechanischem Eingriff wie Stimulation oder Läsion relativieren.

-----

Dennoch geht aus den Studien hervor, daß bei den besprochenen Tierarten Parallelen in der sexualbestimmenden Funktion einiger Hirnbereiche bestehen.

Dazu gehört der Funktionskreis des Septum und die Amygdala, deren inhibitorische Wirkung für Männchen unumstritten ist. Der vordere Hypothalamus stellt ein wesentliches bahnendes Areal für männliches und weibliches Verhalten dar; hier tritt besonders die Area praeoptica in den Vordergrund. Beim Weibchen beinhaltet sie möglicherweise ein inhibitorisches Zentrum.

Darüber hinaus kann jedoch keinem exakt umschriebenen Areal im vorderen oder hinteren Hypothalamus eine ausschließlich sexualbestimmende Aufgabe zugeschrieben werden. Die Funktionsbereiche greifen vielmehr ineinander über und ermöglichen damit komplexe nicht nur sexuelle Reaktionen.

# LITERATURVERZEICHNIS

1. BARD, P. Central nervous mechanisms for emotional behaviour patterns in animals.  
Res. Nerv. Ment. Dis., Proc. 19, 190 (1939)
2. BARD, P. The hypothalamus and sexual behaviour  
In: The hypothalamus and central levels of autonomic function.  
Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis., 20, 551 - 594 (1940)
3. BARD, P. and RIOCH, D.M. A study of four cats deprived of neocortex and additional portions of the forebrain.  
Johns Hopkins Hosp. Bull. 60, 73 - 147 (1937)
4. BEACH, F.A. Effects of cortical lesions upon the copulatory behaviour of male rats.  
Journ. Comp. Psychol. 29, 193 - 244 (1940)
5. BEACH, F.A. Effects of injury to the cerebral cortex upon sexually receptive behaviour in the female rat.  
Psychosom. Med. 6, 40 (1944)
6. BEACH, F.A. A review of physiological and psychological studies of sexual behaviour in mammals.  
Physiol. Reviews 27, 2 (1947)
7. BEACH, F.A. In: Nebraska Symposium on motivation.  
Ed.: M.R. Jones; Lincoln Univ. Nebraska Press  
p. 1, 1956
8. BEACH, F.A. Cerebral and hormonal control of reflexive mechanisms involved in copulatory behaviour.  
Physiol. Rev. 47, 289 - 316 (1947)
9. BEACH, F.A., ZITRIN, A. and JAYNES, J. Neural mediation of mating in male cats:  
I. Effects of unilateral and bilateral removal of the neocortex.  
Journ. Comp. Physiol. Psychol. 49, 321 - 327 (1956)
10. BERGH, R. vanden; Phylogenese und Anatomie des Lobus Limbicus.  
In: Limbisches System und Epilepsie  
Ed. F. Heppner; Verl. Hans Huber Bern, Stuttgart, Wien.  
Band 9, Neurologie/Neurochirurgie 1973
11. BERMANT, G. and TAYLOR, L. Interactive effects of experience and olfactory bulb lesions in male rat copulation.  
Physiol. Behav., 4, 13 - 18 (1969)

12. BOWSHER, D. Einführung in die Anatomie und Physiologie des Nervensystems.  
Verl. Hans Huber Bern/Stuttgart/Wien 1973
13. BROCA, P. Nomenclature cérébrale. Dénomination des divisions et subdivisions des hémisphères et des anfractuosités de leur surface.  
Rev. anthrop. 7, 193 - 236 (1878 a)
14. BROCA, P. Anatomie comparée des circonvolutions cérébrales. Le grand lobe limbique et la scissure limbique dans la série des mammifères.  
Rev. anthrop. 7, 385 - 498 (1878 b)
15. BROOKHART, J.M. and DEY, F.L. Reduction of sexual behaviour in male guinea pigs by hypothalamic lesions.  
Amer. J. Physiol. 133, 551 (1941)
16. BROOKHART, J.M., DEY, F.L. and RANSON, S.W. The abolition of mating behaviour by hypothalamic lesions in female guinea pigs.  
Endocrinology 28, 561 - 565 (1941)
17. BROOKS, C.M. The rôle of the cerebral cortex and of various sense organs in the excitation and execution of mating activity in the rabbit.  
Amer. J. Physiol. 120, 544 (1937)
17. BUCHANAN, A.R. Functional neuro-anatomy.  
Ed. Lea & Febiger, Philadelphia, 4th. ed., 1962
18. BUSTAMANTE, M. Experimentelle Untersuchungen über die Leistungen des Hypothalamus, besonders bezüglich der Geschlechtsreife.  
Arch. Psychiat. 115, 419 (1943)
19. CAGGIULA, A.R. Analysis of the copulation-reward properties of posterior hypothalamic stimulation in male rats.  
J. Comp. Physiol. Psychol. 70, 3, 399-412 (1970)
20. CAGGIULA, A.R., ANTELMAN, S.M. and ZIGMOND, M.J. Disruption of copulation in male rats after hypothalamic lesions: a behavioural, anatomical and neurochemical analysis.  
Brain Res. 59, 273 - 287 (1973)
21. CAGGIULA, A.R., ANTELMAN, S.M. and ZIGMOND, M.J. Ineffectiveness of sexually arousing stimulation after hypothalamic lesions in the rat.  
Physiol. Behav. 12, 313 - 316 (1974)

22. CAGGIULA, A.R. and HOEBEL, B.G. Copulation reward site in the posterior hypothalamus. *Science* 153, 1284 - 1285 (1966)
23. CAGGIULA, A.R. and SZECHTMAN, H. Hypothalamic stimulation: a biphasic influence on copulation of the male rat. *Behav. Biol.* 7, 591 - 592 (1972)
24. CAJAL, R.y.. Studies on the cerebral cortex (limbic structures). Lloyd-Luke (Medical Books) Ltd.; Übersetzt von Lisbeth Kraft, London 1955
25. CHEN, J.J. and BLISS, D.K. Effects of sequential preoptic and mamillary lesions on male rat sexual behaviour. *J. Comp. Physiol. Psychol.* vol. 87, No.5, 841 - 847 (1974)
26. CLARK, W.E., le Gros; The connections of the frontal lobes of the brain. *Lancet* 254, 353 - 356 (1948)
27. CONIGLIO, L. and CLEMENS, L.G. Stimulus and experiential factors controlling mounting behaviour in the female rat. *Physiol. Behav.* 9, 263 - 267 (1972)
28. COX, V.C. and VALENSTEIN, E.S. Distribution of hypothalamic sites yielding stimulus-bound behaviour. *Brain Behav. Evolut.* 2, 359 - 376 (1969)
29. DAVIS, C.D. The effect of ablation of the neocortex on mating, maternal behaviour and the production of pseudo-pregnancy in the female rat and on copulatory activity in the male. *Amer. J. Physiol.* 127, 374 (1939)
30. DEMPSEY, E.W. and RIOCH, D.M. Localization in the brain stem of the oestrous responses of the female guinea pig. *J. Neurophysiol.* 2, 9 - 18 (1939)
31. DEWSBURY, D.A. A quantitative description of the behaviour of rats during copulation. *Behaviour* 29, 154 - 178 (1967)
32. DEWSBURY, D.A. Patterns of copulatory behaviour in male mammals. *Quarterly Review of Biology*, vol. 47, No.1, 1 - 33 (1972)
33. DIS, H.van and LARSSON, K. Induction of sexual arousal in the castrated male rat by intracranial stimulation. *Physiol. Behav.* 6, 85 - 86 (1971)

34. DÖRNER, G.,  
DÖCKE, F. and  
HINZ, G.      Homo- and heterosexuality in rats with hypothalamic lesions.  
Neuroendocrinology 4, 20 - 24 (1969)
35. DONOVAN, B.T.  
and KOPRIVA, P.C.      Effect of removal or stimulation of the olfactory bulbs on the estrus of the guinea pig.  
Endocrinology 77, 213 - 217 (1965)
36. DOUGLAS, R.J.      The hippocampus and behaviour.  
Psychol. Bull. 67, 416 - 442, 1967
37. EIBERGEN, R.D.  
and CAGGIULA, A.R.      Ventral midbrain involvement in copulatory behaviour of the male rat.  
Physiol. Behav. 10, 435 - 441 (1972)
38. ENDRÖCZI, E.      Neural and hormonal regulation of the patterns of sexual behaviour.  
In: Symposium on reproduction. Ed.: K. LISSEK.  
Congress of the Hungarian Society for Endocrinology and Metabolism, 39 - 63,  
Académ. Kiadó, Budapest 1967
39. FISHER, C.,  
MAGCUN, H.W.  
and RANSON, S.W.      Dystocia in diabetes insipidus.  
Am. J. Obst. Gynec. 36, 1 (1938)
40. FULTON, J.F.      Frontal lobotomy and affective behaviour.  
Chapman & Hall, Ltd. London 1951
41. GASTAUT, H.      Corrélations entre le système nerveux végétatif et le système de la vie de relation dans le rhinencéphale.  
J. Physiol. (Paris) 44, 431 - 470, 1952
42. GIANTONIO, G.W.,  
LUND, N.L. and  
GERALL, A.A.      Effect of diencephalic and rhinencephalic lesions on the male rat's sexual behaviour.  
J. Comp. Physiol. Psychol., No.1, vol. 73, 38-46 (1970)
43. GLOOR, P.      Electrophysiological studies on the connections of the amygdaloid nucleus in the cat.  
EEG Clin. Neurophys. 7, 223 - 264 (1955)
44. GOLDSTEIN, A.C.      Zit. in: Hormones, brain function and behaviour  
Ed.: H. Hoagland, New York, Acad. Press, p. 99, 1957
45. GOY, R.W. and  
PHOENIX, C.H.      Hypothalamic lesions and sexual behaviour in the female guinea pig.  
Anat. Rec. 136, 314 (1960)

46. GOY, R.W. and PHOENIX, C.H. Hypothalamic regulation of female sexual behaviour; establishment of behavioural oestrus in spayed guinea pigs following hypothalamic lesions.  
J. Reprod. Fertil. 5, 23 - 40 (1963)
47. GOY, R.W. and YOUNG, W.C. Somatic basis of sexual behaviour patterns in guinea pigs.  
Psychosom. Med. 19, 144 - 151 (1957)
48. GREEN, J.D. The rhinencephalon and behaviour.  
In: Neurological Basis of Behaviour, Ed.: Wolstenholme & O'Connor, J. & A. Churchill, London, p. 222 - 233, 1958
49. GREEN, J.D., CLEMENTE, C.D. and GROOT, J.de Rhinencephalic lesions and behaviour in cats.  
J. Comp. Physiol. Psychol. 108, 505 (1957)
50. GREER, M.A. The effect of progesterone on persistent vaginal estrus produced by hypothalamic lesions in the rat.  
Endocrinology 53, 380 (1953)
51. GROOT, J.de and CRITCHLOW, V. Effects of limbic system on reproductive functions of female rats.  
Physiologist 3, 49 (1960)
52. GUILLERY, R.W. Degeneration in the hypothalamic connections of the albino rat.  
J. Anat. (London), 91, 91 - 115 (1957)
53. HARRIS, V.S. and SACHS, B.D. Copulatory behaviour in male rats following amygdaloid lesions.  
Brain Res. 86, 514 - 518 (1975)
54. HASSLER, R. Limbische und diencephale Systeme der Affektivität und Psychomotorik.  
Symp. Muskel und Psyche, Ed.: S.Karger, Basel, 3 - 33, 1964
55. HEIMER, L. and LARSSON, K. Drastic changes in the mating behaviour of male rats following lesions in the junction of diencephalon and mesencephalon.  
Experientia (Basel), 20, 460 - 461 (1964)
56. HEIMER, L. and LARSSON, K. Mating behaviour in male rats after destruction of the mamillary bodies.  
Acta Neurol. Scand. 40, 353 - 360 (1964 a)

57. HEIMER, L. and LARSSON, K.      Impairment of mating behaviour in male rats following lesions in the preoptic-anterior hypothalamic continuum. *Brain Res.* 3/4, 248 - 263 (1967)
58. HEIMER, L. and LARSSON, K.      Mating behaviour of male rats after olfactory bulb lesions. *Physiol. Behav.* 2, 207 - 209 (1967)
59. HENDRICKS, S.E. and SCHEETZ, H.A.      Interaction of hypothalamic structures in the mediation of male sexual behaviour. *Physiol. Behav.* 10, 711 - 716 (1973)
60. HEPPNER, F.      Das Limbische System. *Wien. Med. Wschr.* 107, 719 (1957)
61. HERBERG, L.H.      Seminal ejaculation following positively reinforcing electrical stimulation of the rat hypothalamus. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 56, 679 - 685 (1963)
62. HESS, W.R.      Der Hypothalamus und die Zentren des autonomen Nervensystems: Physiologie. *Arch. Psychiatr. u. Nervenkrankheiten* 104, Nr. 4, 548 (1936)
63. HESS, W.R.      Experimentalphysiologie und Psychologie. *Helv. Physiol. Acta* 10, 85 (1952)
64. HESS, W.R.      Hypothalamus und Thalamus. *Experimentaldokumente.* Georg Thieme Verl., Stuttgart 1968
65. HESS, W.R., BRÜGGER, M. and BUCHER, V.      Zur Physiologie von Hypothalamus, Area praeoptica und Septum sowie angrenzender Balken- und Stirnhirnbereiche. *Monatsschr. Psychiatr. und Neurol.* 111, 17 - 59 (1945)
66. HESS, W.R. and MEYER, A.E.      Triebhafte Fellreinigung der Katze als Symptom diencephaler Reizung. *Helv. Physiol. Acta* 14, 397 (1956)
67. HILLARP, N.A., OLIVECRONA, H. and SILFVERSKIÖLD, W.      Evidence for the participation of the preoptic area in male mating behaviour. *Experientia* 10, 224 (1954)
68. HINDE, R.A.      Animal behaviour - a synthesis of ethology and comparative psychology. Ed.: Mc Graw-Hill Book Co., 2nd ed., New York 1970

69. HITT, J.C.,  
BRYON, D.M. and  
MODIANOS, D.T.      Effects of rostral MFB and olfactory tubercle lesions upon the sexual behaviour of male rats.  
J.Comp.Physiol.Psychol. 82, 30 - 36 (1973)
70. HITT, J.C.,  
H NDRICKS, S.E.,  
GINSBERG, S.J. and  
LEWIS, J.H.      Disruption of male, but not female sexual behaviour in rats by medial forebrain bundle lesions  
J.Comp.Physiol.Psychol., vol.73, No. 3, 377 - 384 (1970)
71. HOUSE, E.L. and  
PANSKY, B.      A functional approach to neuro-anatomy.  
Ed.: Mc.Graw-Hill Book Co.Inc., New York 1960
72. JAMESON, H.D.,  
SETTLAGE, P.H. and  
BOGUMILL, G.P.      The effect of lesions in the amygdaloid area in monkeys.  
J.Gen.Psychol. 57, 91 - 102 (1957)
73. JÜRGENS, U.,  
MAURUS, M.,  
PLOOG, D. and  
WINTER, P.      Vocalization in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*) elicited by brain stimulation.  
Exptl. Brain Res. 4, 114 - 117 (1967)
74. KAADA, B.R.      General review of the anatomy and physiology of the rhinencephalon.  
In: Somato-motor, autonomic and EEG-responses to electrical stimulation of rhinencephalic and other structures in primates, cats and dogs.  
Acta Physiol. Scand. 24, suppl. 83, 3 (1952)
75. KENNEDY, G.C.  
and MITRA, J.      The hypothalamus, body size and puberty in the rat.  
Proc. Intern. Union, Physiol. Sci. XXII Internat. Congress, Leiden II, 511, 1962
76. KIM, C.J.      Sexual activity of male rats following ablation of hippocampus.  
J.Comp.Physiol.Psychol. 53, 553 (1960)
77. KLING, A.,  
ORBACH, J.,  
SCHWARTZ, N.B.  
and TOWNE, J.C.      Injury to the Limbic System and associated structures in cats.  
Arch. Gen. Psychiat. 3, 391 (1960)
78. KLÜVER, H. and  
BUCY, P.C.      "Psychic blindness" and other symptoms following bilateral temporal lobectomy in Rhesus monkeys.  
Amer.J.Physiol. 119, 352 - 353 (1937)
79. KLÜVER, H. and  
BUCY, P.C.      Preliminary analysis of functions of the temporal lobes in monkeys.  
Arch. Neurol. Psychiat. vol. 42, No.6, 979 (1939)

80. KLÜVER, H. and BUCY, P.C.      Anatomic changes secondary to temporal lobectomy. Arch. Neurol. Psychiat. 44, 1142 - 1146 (1940)
81. LANCE, E.M. and HAGAMEN, W.D.      A correlation of sexual behaviour with vaginal smears in cats with lesions of the frontal lobes or pyriform-amygdaloid complex. Anat. Rec. 130, 328 - 329 (1958)
82. LARSSON, K.      Conditioning and sexual behaviour in the male albino rat. Almquist & Wiksell, Ed.: J. Elmgren, Stockholm 1956
83. LARSSON, K.      Failure of gonadal and gonadotrophic hormones to compensate for an impaired sexual function in anemic male rats. Physiol. Behav. 4, 733 - 737 (1969)
84. LARSSON, K.      Sexual behaviour: the result of an interaction In: Contemporary sexual behaviour: Critical issues in the 1970's. Part I, p.33. Ed.: J. Zubin/J. Money, the Johns Hopkins University Press, Baltimore 1973
85. LARSSON, K. and HEIMER, L.      Mating behaviour of male rats after lesions in the preoptic area. Nature 202, 413 (1964)
86. LAW, T. and MEAGHER, W.      Hypothalamic lesions and sexual behaviour in the female rat. Science 128, 1626 (1958)
87. LEYHAUSEN, P.      Verhaltensstudien an Katzen. Paul Parey Verl., Berlin/Hamburg 1956
88. LISK, R.D.      Inhibitory centers in sexual behaviour in the male rat. Science 152, 669 - 670 (1966)
89. LISK, R.D.      Increased sexual behaviour in the male rat following lesions in the mamillary region. J. Exp. Zool. 161, 129 - 136 (1966b)
90. LISK, R.D.      Copulatory activity of the male rat following placement of preoptic-anterior hypothalamic lesions. Exptl. Brain Res. 5, 306 - 313 (1968)
91. LOTT, D.F.      Effect of preoptic lesions on the sexual behaviour of male rats. J. Comp. Physiol. Psychol. 61, 284 (1966)
92. MACLEAN, P.D.      Psychosomatic disease and the "visceral brain". Psychosom. Med. 11, 338 (1949)

93. MACLEAN, P.D.      Some psychiatric implications of physiological studies on the fronto-temporal portion of the limbic system (visceral brain).  
EEG Clin. Neurophysiol. 4, 407 - 418 (1952)
94. MACLEAN, P.D.      The Limbic System and its hippocampal formation; studies in animals and their possible application to man.  
J. Neurosurg. 11, 29 - 44 (1954)
95. MACLEAN, P.D.      The Limbic System ("visceral brain") and emotional behaviour.  
Arch. Neurol. Psychiat. 73, 130 - 134 (1955)
96. MACLEAN, P.D.      Chemical and electrical stimulation of the hippocampus in unrestrained animals.  
Arch. Neurol. Psychiat. 78, 128 - 142 (1957)
97. MACLEAN, P.D.      Contrasting functions of limbic and neocortical systems of the brain and their relevance to psycho-physiological aspects of medicine.  
Amer. J. Med. 25, 611 - 626 (1958a)
98. MACLEAN, P.D.      The limbic system with respect to self-preservation and the preservation of the species.  
J. Nerv. Ment. Dis. 127, 1 - 11 (1958 b)
99. MACLEAN, P.D.      New findings on Brain function and socio-sexual behaviour. In: Contemporary sexual behaviour: critical issues in the 1970's, p. 53 - 74.  
Ed. J. Zubin/J. Money, Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore 1973
100. MACLEAN, P.D.,      Dien-mesencephalic loci involved in penile erection and seminal discharge.  
DUA, S. and  
DENNISTON, R.H.      Fed. Proc. 20, 330 (1961)
101. MACLEAN, P.D.      Cerebral representation of penile erection.  
and PLOOG, D.W.      J. Neurophysiol. 25, 29 - 55 (1962)
102. MALSBUURY, C.W.      Facilitation of male rat copulatory behaviour by electrical stimulation of the Medial Preoptic Area.  
Physiol. Behav., 7, 797 - 805 (1971)
103. MAURUS, M.,      Cerebral representation of the clitoris in ovariectomized squirrel monkeys.  
MITRA, J. and  
PLOOG, D.W.      Exp. Neurology 13, 283 - 288 (1965)
104. MEYER, A.E. and      Diencephal ausgelöstes Sexualverhalten und Schmelzeln bei der Katze.  
HESS, W.R.      Helv. Physiol. Acta 15, 401 (1957)

105. MICHAEL, R.P.      Sexual behaviour and the vaginal cycle in the cat.  
Nature 181, 567 - 568 (1958)
106. MILLHOUSE, O.E.      A Golgi study of the descending medial forebrain bundle.  
Brain Res. 15, 341 - 363 (1969)
107. MODIANOS, D.T.,      Rostral MFB lesions produce decrements in masculine,  
FLEXMAN, J.E. and      but not feminine sexual behaviour in sprayed female rats.  
HITT, J.C.      Behav. Biol. 8, 629 - 636 (1973)
108. MOSS, R.L.      Modification of copulatory behaviour in the female rat  
following olfactory bulb removal.  
J. Comp. Physiol. Psychol. 74, 374 - 382 (1971)
109. MÜLLER, D.,      Einfluß von Hypothalamus-Läsion auf Sexualverhalten  
ORTHNER, H.,      und gonadotrope Funktion beim Menschen.  
ROEDER, F.,      Bericht über 23 Fälle.  
KÖNIG, A.,      In: Endocrinology of Sex - Proceedings of the symposium  
BOSSE, K. and      of the Society for Endocrinology and Metabolic Diseases  
KLOOS, G.      Ed. G. Dömer., Joh. A. Barth, Leipzig 1974
110. NANCE, D.M.,      Septal lesions: effects on lordosis behaviour and pattern  
SHRYNE, J. and      of gonadotropin release.  
GORSKI, R.A.      Horm. Behav. 5, 73 - 81 (1974)
111. NAUTA, W.J.H.      Hippocampal projections and related neural pathways in  
the mid-brain in the cat.  
Brain 81, 319 - 340 (1958)
112. NAUTA, W.J.H.      Limbic system and hypothalamus: anatomical aspects.  
Physiol. Rev. 40, suppl. 4, 102 - 104 (1960)
113. OLDS, J. and      Positive reinforcement produced by electrical stimulation  
MILNER, P.      of septal area and other regions of the rat brain.  
J. Comp. Physiol. Psychol. 47, 419 - 427 (1954)
114. PAPEZ, J.W.      A proposed mechanism of emotion.  
Arch. Neurol. Psychiat. 38, 725 - 743 (1937)
115. PEIRCE, J. and      Self-paced sexual behaviour in the female rat.  
NUTTALL, R.L.      J. Comp. Physiol. Psychol. 54, 310 - 313 (1961)
116. PFAFF, D.W. and      Olfactory coding in olfactory bulb and medial fore-  
GREGORY, E.      brain bundle of normal and castrated male rats.  
J. Neurophysiol. 34, 208 - 216 (1971)

117. PHOENIX, C.H. Hypothalamic regulation of sexual behaviour in male guinea pigs.  
J.Comp. Physiol. Psychol. 54, 72 - 77 (1961)
118. PLOOG, D.W. Vom limbischen System gesteuertes Verhalten.  
Nervenarzt, 35. Jahrg., 166 (1964)
119. PLOOG, D.W. Verhaltensforschung und Psychiatrie.  
In: Psychiatrie der Gegenwart, Bd.1, Springer Verl.  
Berlin-Göttingen-Heidelberg 1964
120. PLOOG, D.W., BLITZ, J. and PLOOG, F. Studies on social and sexual behaviour of the squirrel monkey (*Sciuri sciureus*).  
Folia Primat. 1, 29 - 66 (1963)
121. POWERS, B. and VALENSTEIN, E.S. Sexual receptivity: facilitation by medial preoptic lesions in female rats.  
Science 175, 1003 - 1005 (1972)
122. PRIBRAM, H.B. and BAGSHAW, M. Further analysis of the temporal lobe syndrome utilizing fronto-temporal ablations.  
J. Comp. Neurol. 99, 347 - 375 (1953)
123. RANSON, S.W. and CLARK, S.L. The anatomy of the nervous system.  
Saunders Co. Philadelphia/London, 8th ed., 1947
124. ROBINSON, B.W. and MISHKIN, M. Ejaculation evoked by stimulation of the preoptic area in the monkey.  
Physiol. Behav. 1, 269 - 272 (1966)
125. RODGERS, C.H. and LAW, O.T. The effects of habenular and MFB lesions on sexual behaviour in female rats.  
Psychonomic Science, 8, 1 - 2 (1967)
126. ROSS, J.W., GORSKI, R.A. and SAWYER, C.H. Effects of cortical stimulation on estrous behaviour in estrogen-primed ovariectomized rats.  
Endocrinology 93, 1, 20 - 25 (1973)
127. SAWYER, C.H. Effects of CNS lesions on ovulation in the rabbit.  
Anat. Rec. 124, 358 (1956)
128. SAWYER, C.H. Effects of brain lesions on estrous behaviour and reflexogenous ovulation in the rabbit.  
J. Exp. Zool. 142, 227 - 246 (1959)
129. SAWYER, C.H. Reproductive behaviour.  
In: Handbook of Physiology, sect.1, Neurophysiology  
Vol.2, 1225-1240 Am. Physiological Soc. Washington 1960

130. SAWYER, C.H. and ROBISON, B.L.      Separate hypothalamic areas controlling pituitary gonadotropic function and mating behaviour in female cats and rabbits.  
J.Clin. Endocrinol. 16, 914 - 915 (1956)
131. SCHREINER, L. and KLING, A.      Behavioural changes following rhinencephalic injury in cats.  
J. Neurophysiol. 16, 643 (1953)
132. SCHREINER, L. and KLING, A.      Effects of castration on hypersexual behaviour induced by rhinencephalic injury in cat.  
Arch. Neurol. Psychiat. 72, 180 - 186 (1954)
133. SCHREINER, L. and KLING, A.      Rhinencephalon and Behaviour.  
Amer. J. Physiol. 184, 486 - 490 (1956)
134. SCHWARTZ, N.B. and KLING, A.      Effects of amygdectomy on sexual behaviour and reproductive capacity in the male rat.  
Fed. Proc. 20, 335 (1961)
135. SCOTT, J.W. and PFAFFMANN, C.      Olfactory input to the hypothalamus: electrophysiological evidence.  
Science 158, 1592 - 1594 (1967)
136. SINGER, J.J.      Hypothalamic control of male and female sexual behaviour in female rats.  
J. Comp. Physiol. Psychol., vol. 66, No.3, 738-742 (1968)
137. SOULAIRAC, A.      Analyse expérimentale des actions hormonales sur le comportement sexuel du rat mâle normal.  
J. Physiol. (Paris) 44, 327 - 330 (1952)
138. SOULAIRAC, A.      La signification physiologique de la période réfractaire dans le comportement sexuel du rat mâle.  
J. Physiol. (Paris) 44, 99 - 113 (1952)
139. SOULAIRAC, M.L.      Etude expérimentale des régulations hormono-nerveuses du comportement sexuel du rat mâle.  
Ann.2 d'Endocrin. 24, suppl. 3, 1 - 94 (1963)
140. SOULAIRAC, A. and SOULAIRAC, M.L.      Effets de lésions hypothalamiques sur le comportement sexuel et le tractus génital du rat mâle.  
Ann. Endocrin. Paris 17, 731 - 745 (1956)
141. SOULAIRAC, A., SOULAIRAC, M.L. and TEYSSEYRE, J.      Modification du comportement sexuel du rat mâle après lésions hypothalamiques.  
In: Pathophysiological Diencephalica, Ed.W.Kovac, S.B. Curviet u.L.Martini, Springer, Wien 1958

142. SPATZ, H.                    Das Hypophysen-Hypothalamus-System in Hinsicht auf die zentrale Steuerung der Sexualfunktionen. In: Zentrale Steuerung der Sexualfunktionen. - Keimdrüsen des Mannes-. 1. Symp. d. Dt. Ges. f. Endokrinologie; Hamburg, Springer Verl. 1953
143. SPATZ, H.,                    Die Bedeutung des Tuber cinereum des Zwischenhirns  
BUSTAMANTE, M. and für das Zustandekommen der Geschlechtsreifeung.  
WEISSCHEDEL, E.                Dt. Med. Wschr. 12, 289 - 292 (1942)
144. STEPHAN, F.K.,               Copulation and eating during electrical stimulation of  
VALENSTEIN, E.S.               the rat hypothalamus.  
and ZUCKER, J.                Physiol. Behav. 7, 587 - 593 (1971)
145. STONE, C.P.                    Congenital sexual behaviour of young male albino rats.  
J. Comp. Psychol. 2, 95 - 153 (1922)
146. STONE, C.P.                    In: Sex and Internal secretions, ed. by E. Allen,  
Baltimore; Williams & Wilkins, p. 1213 (1939)
147. TERZIAN, H. and               Syndrome of Kluver and Bucy.  
ORE, G.D.                    Reproduced in man by bilateral removal of the temporal lobes.  
Neurology 5, 373 - 380 (1955)
148. VAUGHAN, E. and               Male sexual behaviour induced by intracranial electrical  
FISHER, A.E.                   stimulation.  
Science 137, 758 - 760 (1962)
149. WANG, G.H.                    Comp. Psychol. Monogr. 2, 1. (1923)
150. WHEATLEY, M.D.               The hypothalamus and affective behaviour in cats.  
Arch. Neurol. Psychiat. (Chicago), 52, 133 (1944)
151. WOOD, C.D.                    Behavioural changes following discrete lesions of the  
temporal lobe structures.  
Neurology, vol. 8, No. 3, 215 (1958)
152. ZEMAN, W. and               In: CRAIGIE'S neuroanatomy of the rat.  
INNES, J.R.M.                Acad. Press, New York/London 1963
153. ZOUHAR, R.L. and               Effects of limbic brain lesions on aspects of reproduction  
GROOT, J.de                    In female rats.  
Anat. Rec. 145, 358 (1963)
154. ZYO, K.,                    Experimental studies on the medial forebrain bundle,  
OKI, T. and                    medial longitudinal fasciculus and decussations in the  
BAN, T.                    rabbit.  
Med. J. Osaka Univ. 13, 193 - 239 (1963)

Für die Überlassung des Themas und die intensive Betreuung der Arbeit möchte ich mich bei Herrn Dr. O. Benkert herzlich bedanken.

Herrn Prof. Dr. H. Hippius und Herrn Prof. Dr. O. Stochdorph danke ich für die Übernahme des Referates und des Koreferates.

Mein Dank gilt auch Frau Wolf, die mir freundlicherweise bei der Beschaffung der Literatur sehr behilflich gewesen ist.



## LEBENS LAUF

Geboren am 12.9.1948 in Stetten i.R. als Tochter des Rechtsanwaltes Dr. Walter Cantner und seiner Frau Inge, geborene Peltz.

1955 Eintritt in die Volksschule Bad Mergentheim; ab 1959 Besuch des Deutschorden-Gymnasiums Bad Mergentheim. Abitur Sommer 1967.

Einjähriger Studienaufenthalt in Indiana (USA) als Gasthörerin an der University of Evansville.

Zum Wintersemester 1968/69 Aufnahme des Jurastudiums an der Universität Tübingen; ab Wintersemester 1969/70 Studium der Medizin in Tübingen und München. Abschluß des medizinischen Staatsexamens an der Ludwig-Maximilians-Universität München am 17.12.1975.

Seit 1.4.1976 als Medizinalassistentin am St. Rochus-Krankenhaus Bad Mergentheim tätig.

**Sprint-Druck GmbH**  
7000 Stuttgart 30  
Wiener Str. 117  
Tel. 0711/81 26 69



Sprint-Druck GmbH  
7000 Stuttgart 30  
Wiener Str. 117  
Tel. 0711/81 26 69